BIBLIOTHEEK
LEESMUSEUM
AMSTERDAM.
AFD. Gen. k.
№ 4993.
Thesis AMSTERDAM 1915
4993

QUANTITATIEF ONDERZOEK OVER DEN BOUW VAN HET NETVLIES.

S. ZWANENBURG.

M

F.G.KOSTER-BOEKBINDER
AMSTERDAM

4993.

LEESMUSEUM
AMSTERDAM

Quantitatief onderzoek over den bouw van het netvlies.

Quantitatief onderzoek over den bouw van het netvlies.

ACADEMISCH PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE GENEESKUNDE, AAN DE UNIVERSITEIT VAN AMSTERDAM, OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS Dr. A. BRUINING, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER GODGELEERDHEID, VOOR DE FACULTEIT TE VERDEDIGEN OP MAANDAG 5 JULI 1915 DES NAMIDDAGS 4 UUR, IN HET UNIVERSITEITSGEBOUW DOOR

SIMON ZWANENBURG,
GEBOREN TE BALK.

Drukkerij J. van Boekhoven — Utrecht, Amsterdam.

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/quantitatiefonde0000szwa

AAN

MIJN OUDERS.

Bij het beëindigen mijner academische studie is het mij een behoefte U, Hoogleeraren en Docenten van de Medische Faculteit, dank te betuigen voor alles, wat Gij tot mijne medische opleiding hebt bijgedragen.

In het bijzonder zij U, Hooggeleerde Straub, *Hooggeachte Promotor, dank gebracht voor Uw zeer gewaardeerde daadwerkelijke belangstelling bij de bewerking van dit proefschrift in zoo ruime mate ondervonden.*

Ten slotte een woord van dank aan allen, die mij bij mijn arbeid op de eene of andere wijze behulpzaam zijn geweest. Onder hen moet ik naast Dr. Zeeman *afzonderlijk noemen* Dr. Ariëns Kappers *en* Dr. Brouwer, *directeur en onderdirecteur van het Centraal Instituut voor hersenonderzoek. Door hun groote bereidwilligheid was ik nog in het laatst van mijn onderzoek in staat over de gezichtszenuw eenige quantitatieve gegevens te verzamelen.*

INHOUD.

Inleiding.

bladz.

Hoofdstuk I. De histologie van het netvlies 1

„ II. De verrichtingen van het netvlies . . 9

„ III. Overzicht der vroegere quantitatieve onderzoekingen 18

„ IV. Eigen onderzoekingen 30

„ V. Conclusies 50

INLEIDING.

Het netvlies is in den loop van de ontwikkeling der wetenschap tallooze malen het voorwerp van onderzoek geweest. Echter staan we met onze kennis nog maar aan het begin. Tal van vragen wachten op beantwoording, veel meer kunnen zelfs nog niet eens worden gesteld.

Ter illustratie van de gebrekkigheid onzer kennis wijs ik op de onmogelijkheid verband te brengen tusschen de verrichtingen en den bouw van het netvlies, met uitzondering van dat tusschen richtingszin en kegels. Hoe hebben wij ons bijvoorbeeld de functies van de korrels en de gangliencellen te denken? Morphologisch verschillen deze groepen van zenuwcellen in bouw en plaatsing in het netvlies. Zij moeten wel ook physiologisch verschillende beteekenis hebben. Is nu de eene groep ondergeschikt aan de andere als de ambtenaren op een ministerie, of loopt hun functie geheel uiteen, als die van ambtenaren, behoorend tot verschillende diensten? Mogen wij de korrels zelf, die morphologisch wel overeenkomen, beschouwen als soldaten in een gelid of bestaat ook hier verscheidenheid? Welke functie wil men in het algemeen aan deze batterij van zenuwcellen toeschrijven?

Om echter vragen aan de physiologie te stellen over de verrichtingen der zenuwcellen in het netvlies, ontbreekt ons zelfs de eerste grondslag, namelijk de kennis van de quantiteiten der nerveuse elementen, die het netvlies samenstellen.

Niet alleen zijn we van een systematische kennis van den

samenhang der netvlieselementen nog ver verwijderd, doch zelfs onderzoekingen over de relatieve en absolute hoeveelheden der elementen zijn maar spaarzaam verricht en de schattingen loopen aanmerkelijk uiteen bij de verschillende schrijvers. Onze kennis hieromtrent bestaat uit brokstukken. Steeds meer bouwsteenen dienen aangedragen te worden om haar volledigen te maken. Het doel van dit proefschrift is nu allereerst een overzicht te geven van de onderzoekingen, tot nog toe op dit terrein verricht. En verder wenscht het ook een steentje bij te dragen tot uitbreiding onzer kennis aangaande den bouw der retina in quantitatief opzicht. Een kort overzicht van de histologie en de physiologie van het netvlies voor zoover ons onderzoek dit als uitgangspunt verlangt, moge ter inleiding voorafgaan, terwijl bij de eigen onderzoekingen van zelf ter sprake komen de verschillende methoden, die men kan aanwenden, om tot een inzicht in de quantitatieve verhoudingen te geraken. Te weten hoe de zaak dient aangevat te worden, is ook op dit terrein van groot belang.

EERSTE HOOFDSTUK.

Histologie van het netvlies.

Een kort overzicht van de histologie der retina kunnen wij gevoegelijk beginnen met onzen landgenoot ANTONIE VAN LEEUWENHOEK (1632—1723), die de staafjes in de retina van den kikvorsch ontdekte. Na meer dan een eeuw van stilstand of althans van weinig vordering in dit deel der histologische wetenschap kwam er in de 19e eeuw weer een flinke opleving. De ontdekking van LEEUWENHOEK werd bevestigd. Als zelfstandige laag in de retina vond men de opticus-vezels, de laag dus die tegen het corpus vitreum aan ligt. Hierop volgde de ontdekking der gangliencellen, geheel gelijkend op de kort te voren in de hersenen gevonden gangliencellen. Het is de verdienste van CORTI geweest, het bewijs geleverd te hebben, dat de opticusvezels met de gangliencellen samenhangen. Verbetering in de techniek van het onderzoek was ook hier het sein tot een reeks van nieuwe vondsten. En zoo beleefde de oude histologie met de fixeer-methode van MÜLLER en het in gebruik nemen van osmium-zuur in de microscopische techniek (SCHULTZE) een tijdperk van grooten vooruitgang (1850—1870). Een aanschouwelijk beeld van de ingewikkelde bouw van het netvlies werd verkregen en een indeeling van de verschillende lagen gegeven, die nog heden met meerdere of mindere afwijking als basis voor een schematische indeeling dient. Het schema onderscheidde 8 lagen, te weten:

1. de membrana limitans (interna), tegen 't *corpus vitr.* aan.
2. de laag der zenuwvezels;
3. de laag der gangliencellen;
4. de moleculaire of gegranuleerde laag;
5. de laag tusschen de korrels;
6. de binnenste korrellaag;
7. de buitenste korrellaag;
8. de laag der staafjes en kegels tegen de pigmentlaag aan.

Bovendien vond Müller dan nog de dwars door de retina verloopende steunvezels.

Henle wijkt in onderdeelen, hoofdzakelijk de benamingen betreffende, van hem af. Schultze vond nog de membrana limitans externa, terwijl later nog op ontogenetische gronden het tapetum nigrum (de laag van het pigment-epitheel) bij de retina werd ingelijfd; beide ontstaan namelijk uit de secondaire oogblaas. Daarmee zijn we dan dus tot de 10 lagen der nieuwere histologie gekomen, welke Schwalbe onder een nieuw gezichtspunt in 2 groepen vereenigde, n.l. de hersenlaag en de neuro-epitheellaag. Het was reeds lang bekend, dat de retina na fixeering gemakkelijk in twee bladen is te splitsen. Bovendien vertoonen de nervus olfactorius (I), de nervus opticus (II), en de nervus acusticus (VIII) een onmiskenbare analogie, die hierin bestaat, dat bij al deze hersenzenuwen de percipieerende elementen een laag eigenaardig gemodificeerde epitheliale vormsels zijn, de neuro-epitheellaag, het zintuig-epitheel. Het binnenste blad met zijn korrels, gangliencellen en zenuwvezels komt dan wegens zijn ontogenetisch nauwe betrekking tot de hersenen — de naam van „hersenlaag" toe.

Overzichtshalve geven wij hier het zoo verkregen volledige schema:

I. het buitenste blad van de secondaire oogblaas bestaande uit de pigment-epitheellaag (1);

II. het binnenste blad van de secondaire oogblaas, zelf weer in 2 afzonderlijke bladen te splitsen, n.l.:

2. staafjes en kegels. 3. membrana limitans externa. 4. buitenste korrellaag.	het blad van het zintuig-epitheel.
5. buitenste gegranuleerde laag 6. binnenste korrellaag 7. binnenste gegranuleerde of moluculaire laag. 8. gangliencellenlaag. 9. laag der zenuwvezels 10. de membrana limitans externa.	het blad van het „hersengedeelte."

Een geheel nieuw tijdperk in deze tak van wetenschap werd ingeluid door de ontdekking van beter kleurmethoden (na 1880) n.l. de methode van Golgi, die kleurde met osmiumzuur, chroomzuur en zilver en de methyleenblauwmethode van Ehrlich. Deze methoden boden vooral dit groote voordeel, dat zij bepaalde cellen geheel tot aan hun fijnste uitloopers kleuren en de omliggende cellen ongekleurd laten.

De methode van Golgi, toegepast door Ramon y Cajal wierp rijke vruchten af. Zoo gelukte het hem aan te toonen, dat de eindvertakkingen der zenuwuitloopers vrij eindigen, zonder anastomosen aan te gaan met naburige zenuwcellen. Daarmee verviel de voorstelling, dat het netwerk der zenuwvezels zou bestaan uit een continu in elkaar overgaan van uitloopers. Neen, er bleek contiguïteit te bestaan; het centrale zenuwstelsel is opgebouwd uit zelfstandige eenheden, de zoogenaamde neuronen en de naam „reticulaire" laag aan de gegranuleerde laag wel gegeven, is onjuist.

Tartuferi gaf ons met Golgi's methode een inzicht in den waren morphologischen aard der bipolaire cellen, die de

binnenste korrellaag opbouwen en een afdalenden en opstijgenden uitlooper zenden, respectievelijk naar de buitenste en binnenste gegranuleerde laag.

Ramon y Cajal zelf, een overtuigd aanhanger der contacttheorie, toonde duidelijk en volledig den samenhang van de zenuwelementen der retina aan: de vezels der staafjes en kegels eindigen respectievelijk in een knopje of voetstukje; deze worden omsponnen door de eindboompjes van den bovensten uitlooper der bipolaire cellen, die zich met hun onderste uitloopers in contact stellen met een gangliencel, welke laatste zich in een opticusvezel voortzet. — Dat is een keten van 3 neuronen.

De membrana limitans interna en de externa, hoewel slechts gevormd door de steunvezels van Müller, moeten toch als afzonderlijke lagen meetellen.

Zoo is dan de nieuwe histologie tot de volgende indeeling gekomen

1.	de laag van het pigmentepitheel, (tegen de chorioidea aan).	het gebied van het eerste neuron.
2.	de staafjes en kegels	
3.	de membrana limitans externa	
4.	de buitenste korrellaag.	
5.	de buitenste plexiforme laag	het gebied van het tweede neuron.
6.	de binnenste korrellaag	
7.	de binnenste plexiforme laag	
8.	de gangliencellenlaag	het gebied van het derde neuron.
9.	de zenuwvezellaag	
10.	de membrana limitans interna	

Deze verschillende lagen met hare elementen zullen we nu even kort nagaan.

DE PIGMENTLAAG.

Deze is opgebouwd uit zeshoekige epitheelcellen, die vooral in haar basis sterk gepigmenteerd zijn, terwijl uitloopers als een franje zich tusschen de staafjes en kegels dringen. Albino's missen het retinale pigment (melanine of fucsine genaamd), dat, zooals bekend is, bij belichting naar voren in de uitloopers op dringt en bij donker zich terugtrekt, zooals althans in de retina van den kikker goed is na te gaan.

Bijzonderheden als epitheelvet, myeloidkorrels, guanine enz. gaan we met stilzwijgen voorbij.

DE STAAFJES.

Deze vormen, zooals we weten, met de kegels samen de laag van het zintuigepitheel. Elk staafje is, evenals elk kegeltje, het buitenste deel van een eerste neuron. De lengte wisselt van 60 μ in de fundus tot 40 μ aan de ora serrata; de dikte bedraagt 2 μ. Er zijn twee deelen aan te onderscheiden. Het buitenste deel of lid is cylindrisch van vorm, opgebouwd uit plaatjes, die als geldstukken op elkaar zijn gestapeld en biedt daardoor grooten weerstand aan de binnenvallende lichtstralen. De protoplasma uitloopers der pigment-epitheliën veroorzaken een streeping in lengterichting. Physisch is het buitenste lid lichtbrekend en dubbelbrekend.

Het binnenste lid is licht convex. Zijn protoplasma is zeer doorzichtig en ook hier bestaat lengtestreeping, veroorzaakt door de uitloopers der steunvezels. De membrana limitans externa doorborend, zet het staafje zich in zijn vezel voort.

Het staafjesrood en zijn physiologische beteekenis kunnen geschikter in het physiologisch overzicht nader besproken worden.

DE KEGELS.

Deze zijn ongeveer 30 μ lang, althans buiten de macula lutea en hun doorsnee bedraagt hoogstens 7 μ; in de fovea zijn

ze belangrijk dunner. Morphologisch is er trouwens heel wat variatie in de verschillende deelen der retina. Ook aan de kegels merkt men een buitenste en een binnenste lid op, die chemisch en physisch met die der staafjes vrijwel overeenkomen. In vorm echter niet, want de kegeltjes zijn vrij wat korter, het buitenste lid heeft den vorm van een spitse kegel en het binnenste lid is buikig van vorm. De overgang tusschen de twee leden wordt gevormd door een ellipsoid lichaam. Het kegeltje rust op de membrana limitans, waaronder terstond de celkern volgt van het neuron, waarvan het kegeltje het periphere deel uitmaakt.

In de fovea en hare onmiddellijke omgeving vindt men alleen kegels. Buiten de fovea treden weldra ook de staafjes op en nemen naar de peripherie allengs zóó toe in aantal, dat om elken kegel niet één kring van staafjes is gerangschikt, maar een 3- of meervoudige krans, tot ze bij de ora serrata weer zóódanig afnemen, dat gapingen in het microscopisch beeld optreden tusschen de afzonderlijk staande kegels.

De membrana limitans externa wordt gevormd door de steunvezels van Müller en het is dus maar alleen bij wijze van spreken, dat men kan zeggen, dat ze door de staafjes en kegeltjes wordt geperforeerd.

De buitenste korrellaag bevat de kernen der eerste neuronen. Die kernen of korrels liggen vlak onder de membrana limitans als ze bij een kegeltje behooren; die van de staafjes liggen wat meer naar binnen,

De laag die nu volgt, de buitenste plexiforme laag, is het gebied waar het eerste neuron eindigt en het tweede, de bipolaire cel, begint. Aan het vlechtwerk van de knopjes der staafjes, de voetstukjes met uitloopertjes der kegels en de eindboompjes der bipolaire cellen, dankt deze laag haar naam.

Deze bipolaire cellen bouwen voornamelijk de binnenste korrellaag op. Behalve deze korrels komen in deze laag ook nog

horizontaal loopende gangliencellen en zeer groote bipolairen voor, die zich met hun vele vertakkingen over een groote uitgestrektheid uitbreiden en alleen met kegels in verbinding staan. Tenslotte komen in deze laag nog typisch voor zoogenaamde amakrinen (letterlijk: cellen zonder langen uitlooper) die zich van uit de kern weldra horizontaal diffuus vertakken in alle zones van de binnenste plexiforme laag en waarschijnlijk grootendeels associatie bewerken. Die binnenste plexiforme laag is verder het gebied, waar het 2e neuron in het 3e overgaat en dus weer een plexus, een vlechtwerk ontstaat.

Daarop volgt naar 't corpus vitreum toe de laag der gangliencellen, de cellen van de derde neuronen. Bij de macula is die laag dik, doch zij neemt naar de ora serrata steeds af. Ook vindt men hierin als neurogliaweefsel de spincellen. De ascylinders der gangliecellen zetten zich voort als opticus vezels. Zij verloopen van de zenuw uit straalsgewijs als afzonderlijke laag over de retina. Bij de zenuw is die laag zeer compact, doch zij wordt naar de peripherie toe steeds ijler om in de ora serrata te eindigen. Behalve deze centripetaal verloopende vezels bestaan er ook nog centrifugale, die hun gangliencel in de hersenen hebben.

De laatste laag tenslotte, de membrana limitans interna bestaat weer niet als zoodanig, doch wordt opgebouwd uit de basale deelen der steunvezels van Müller, die met de spincellen van zoo even de neuroglia der retina vormen.

De macula lutea is in grootte aan aanzienlijke schommelingen onderhevig, evenals de inzinking er midden in, de fovea. De kegels zijn hier zeer smal en staan dicht opelkaar,waardoor het verloop hunner vezels schuin is. Daardoor is ook het aantal bipolairen zeer talrijk, daar bij elken kegel hier een bipolaire cel behoort en ook de gangliencellenlaag is zeer dik.

Naar de peripherie toe, neemt het aantal der nerveuse ele-

menten en dus de dikte der lagen geleidelijk af. Een pars ciliaris retinae, bestaande uit een pigmentepitheellaag en een cylindercellenlaag bekleedt het heele corpus ciliare — zet zich op deiris voort en eindigt pas aan den vrijen pupilrand.

Wat de vaten betreft, de ophthalmoscopisch zichtbare bevinden zich in de laag der zenuwvezels — anastomosen zijn er niet en de zintuigepitheellaag (dus ook de fovea) is geheel vaatloos.

De elementen der directe dwarse geleiding vormen dus een keten van 3 schakels en wel is die keten bij de staafjes volgens Ramon y Cajal anders dan bij de kegels. Meerdere eerste neuronen krijgen volgens hem contact met één bipolaire cel en meer bipolairen met één zenuwcel. Zoo gaan centripetaal de prikkels zich dus concentreeren — en moet in de hersenen door één zenuwvezel wel een heel complex van prikkels overgebracht worden. Slechts in de fovea behoort bij één zintuigcel één bipolaire en één gangliencel.

Tenslotte bestaan er overlangsche verbindingen, associaties, zooals in 't cerebrum vele voorkomen. Men onderscheidt twee soorten dezer associeerende cellen, n.l. horizontale cellen in de buitenste plexiforme laag, die ver uiteen liggende staafjes en kegels met elkaar in contact brengen en verder de reeds genoemde amakrinen in de binnenste plexiforme laag.

TWEEDE HOOFDSTUK.

De verrichtingen van het netvlies.

Physiologisch is het netvlies het essentieele deel des oogs te noemen, want het is het eigenlijke zintuig voor de gezichtsgewaarwordingen. Deze gezichtsgewaarwordingen loopen onderling weer zóó in aard uiteen, dat men ze in drie groepen onderbrengt en spreekt van richtingzin, kleurenzin en lichtzin. Voor we deze 3 funkties afzonderlijk bespreken, dienen we enkele algemeene opmerkingen vooraf te laten gaan.

De adaequate prikkel voor de retina is het licht, de aethertrillingen met golflengten van tenminste 400 $\mu\,\mu$ en ten hoogste 700 $\mu\,\mu$; de trillingen die buiten dit gebied liggen ontgaan onze waarneming. Het licht nu, dat de verschillende brekende media van het oog heeft gepasseerd, treft de retina aan de vitrale zijde, gaat door al hare lagen heen tot het aan de chorioidale zijde bijzondere apparaten, de staafjes en kegels, treft en prikkelt. Die laag van staafjes en kegels, vergelijkbaar met een photographische plaat, bezit een photochemische stof, die hen (de staafjes en kegels) in staat stelt potentieel arbeidsvermogen vrij te maken. Daardoor wordt een veel grootere arbeid geleverd dan beantwoordt aan de aethertrillingen, die als prikkel fungeeren en als 't ware het sein geven tot het in werking brengen der verdere centripetale geleidingsapparaten.

De retina verricht hare funkties over hare geheele uitgestrektheid niet even nauwkeurig. Willen we een voorwerp

scherp zien, dan fixeeren we het, d. w. z. we richten het oog zóó, dat het beeld van het gefixeerde punt op de fovea centralis terecht komt. Het gezichtsveld is de som van alle richtingen, van waaruit wij lichtprikkels ontvangen en waarin wij aan de voorwerpen een plaats geven. De fovea met hare onmiddellijke omgeving is de plaats van het scherpste zien of van het directe zien, zooals we het noemen. De periphere deelen der retina, die het z.g. indirecte zien bewerkstelligen, verrichten de gezichtsfunktie veel minder nauwkeurig. Vooral het richting zien en kleuren zien, worden naar de peripherie toe minder. De plaats waar de opticus intreedt is voor het licht ongevoelig en geeft in het gezichtsveld een physiologisch scotoom (blinde vlek van Mariotte).

De prikkeling door het licht gaat vergezeld van reactieverschijnselen, die van morphologischen, physischen of chemischen aard zijn. Bekend is de ontdekking van het staafjes rood (erythropsine) door Boll (1876). Deze roode kleurstof in de buitenste leden der staafjes afgescheiden, verbleekt als het netvlies aan het licht wordt blootgesteld en herstelt zich in donker. Zeer waarschijnlijk levert de pigmentlaag de stof waaruit telkens weer het staafjesrood wordt opgebouwd. Van gewicht is verder, dat onder den invloed van het licht het pigment van het retina-epitheel tusschen de interstitiën van het mozaïk der staafjes en kegels binnendringt om in het donker zich weer terug te trekken.

Er treden onder den invloed van het licht nog andere bewegingsverschijnselen op. Van Genderen Stort (1884) ontdekte, dat in het verlichte oog de binnenste leden der kegels zich contraheeren; terwijl Engelmann die ontdekking uitbreidde, door op te merken, dat het reeds voldoende is, den rug des kikkers aan het licht bloot te stellen om die contractie te bewerken.

Deze reflex via huid en centraal zenuwstelsel moet haar baan

naar de retina wel centrifugaal nemen; daarmee was dus physiologisch bevestigd wat Ramon y Cajal reeds histologisch had gevonden, n.l. het bestaan van centrifugale banen in den nervus opticus.

Dat die physische verschijnselen ook vergezeld gaan van electromotorische (omslaan van een ruststroom in een actiestroom) werd proefondervindelijk bevestigd.

De hoop der physiologen, dat deze morphologische, physische en chemische verschijnselen een soliede grondslag zouden worden voor het opbouwen van een volledige theorie van het zien, is echter als niet verwezenlijkt te beschouwen. Zoo weet men, dat het zien niet noodzakelijk aan het staafjesrood gebonden is; het ontbreekt b.v. in de kegels, dus in de fovea en kippen en duiven hebben heelemaal geen erythropsine. Bovendien zijn de bewegingsverschijnselen wel zeer sterk bij visschen en amphibiën, doch juist bij den mensch en de zoogdieren, wier gezichtsscherpte veel grooter is, minimaal. Dit neemt echter niet weg, dat de ontdekking van het staafjesrood toch het uitgangspunt is geworden voor een chemische theorie van het zien. Nu men eenmaal een gekleurde stof had ontdekt, die de staafjes gevoelig voor licht maakt, lag de veronderstelling voor de hand, dat er ook ongekleurde stoffen aanwezig kunnen zijn, die de ontvangapparaten gevoelig voor het licht maken, welke stoffen zich echter door hun ongekleurd zijn niet laten aantoonen.

Boven zagen we reeds, dat aethertrillingen met te korte of te lange golflengte de retina niet prikkelen, althans nietgenoeg om een lichtgewaarwording op te wekken. Dat hiertoe bovendien een zekere intensiteit van den lichtprikkel — drempelwaarde — moet overschreden worden en dat ook een bepaalde duur van den prikkel noodig is, spreekt van zelf.

Heeft de prikkel reeds opgehouden, dan blijft de gewaarwording nog even aanhouden. Door deze nawerking geeft

een vonk heen en weer bewogen ons den indruk van een lichtende streep.

Daar de gevoeligheid der retina zich wijzigt met graad en duur der belichting, is die drempelwaarde geenszins absoluut. Het aan helder licht gewende, geadapteerde netvlies, heeft een veel hooger drempel dan wanneer het eenigen tijd aan donker is gewend. De loop der achtereenvolgende waarden van den drempelprikkel bij het overgaan van licht in donker gaat volgens een bepaalde adaptatie-kromme.

In 't begin van dit hoofdstuk hebben we al de gewaarwordingen, waarvoor het netvlies het eigenlijke zintuig is, in drie groepen ondergebracht. Wij bespraken reeds die, welke we met het woord „richtingzin" aanduiden. Deze zin stelt ons in staat vormen en bewegingen te onderscheiden. Feitelijk komen deze twee vermogens op hetzelfde neer, namelijk het kunnen onderscheiden van richtingen. Wel moet bij het zien van bewegingen een zeer groote plaats aan het oordeel worden ingeruimd, doch ook het zien van vormen is voor een deel een psychisch proces; zoo fixeert men b.v. bij het lezen niet letter voor letter, de oogen glijden niet langs den regel, doch bereiken in eenige „sprongen" het einde van den regel. Inderdaad leest men een aantal letters en combineert de rest er bij. Dus ook ons oordeel over den vorm der dingen berust niet enkel en alleen op de synthese der aparte elementaire prikkels.

De centrale richtingzin noemt men met een aparte naam „gezichtsscherpte". Deze zetelt in de fovea centralis. Daar zijn alleen kegels, geen staafjes, en elke kegel heeft zijn eigen richtingsgevoel, 't zij aangeboren meegekregen, 't zij door de ervaring verworven. De kegels zijn als de elementaire richtingwaarnemers op te vatten. Men bedenke hierbij echter, dat ons oog als optisch stelsel grof gebouwd is, zoodat het beeld van een punt in de buitenwereld op het netvlies zonder twijfel een groep van kegels treft en niet één enkelen kegel. Men kan zich

grof voorstellen, dat in die groep de kegels meer of minder sterk geprikkeld worden en dat de kegels door vergelijking der graadverschillen uitmaken, welke van hun groep de richting zal aangeven.

De gezichtsscherpte wordt bepaald door den hoek, die twee richtingen met elkaar maken, welke het oog nog net in staat is te onderscheiden en deze maatstaf heet gezichtshoek. Men kan ook zeggen, dat de gezichtshoek de kleinste hoek is, onder welken de vorm van een kort staafje nog is te onderscheiden.

Snellen nam, illustre voorgangers volgend, als minimumwaarde van dien hoek een minuut aan en met dezen hoek als eenheid meet men nu met behulp van zijn optotypen (proefletters) de gezichtsscherpte. Die minimumwaarde is tamelijk willekeurig; inderdaad zijn gezichtsscherpten van 2 geen zeldzaamheid.

Zooals bekend is, hebben vele onderzoekers bij wilde volkstammen een nog veel grootere gezichtsscherpte gevonden. Dit zal waarschijnlijk niet op een werkelijk verschil berusten. De groote oefening speelt hier zeker een rol. Verder zijn de uitkomsten veelal verkregen met de zoo genaamde haken van Snellen voor analphabeten, die tweemaal zoo gemakkelijk zijn te herkennen als de gewone proefletters. Wel komt die waarde van een minuut overeen met de meening der physiologen over de functie der kegeltjes. Zullen de gezichtsindrukken van 2 kegels nog afzonderlijk bewust kunnen worden, dan moet tusschen die twee minstens één in liggen, die niet geprikkeld werd. De hoek gevormd door de richting van 2 stippen, die van elkaar gescheiden zijn, noemen zij (de minimumwaarde van) den gezichtshoek. Het gevonden minimum, vergeleken met de gevonden diameter der kegels in de fovea (2 à 3 μ) staat ons toe de kegels als de elementaire richting-waarnemers te beschouwen.

De tweede functie van het netvlies is de kleurenzin. Elk voorwerp dat we zien, heeft richting en kleur. Voor de centrale richtingen is de kleurenzin 't grootst en naar de peripherie neemt hij af.

Welke soort lichtprikkels zijn het, die de gewaarwording van een of andere kleur doen ontstaan? Door de spectraalanalyse weten we, dat het verschil in kleur van de componenten van het zonlicht alleen bestaat in een verschil in golflengte hunner aethertrillingen. Bij een bepaalde golflengte behoort een bepaalde kleur en zoo zijn er dus physisch gesproken een onbeperkt aantal kleuren. Ons oog is echter geen spectraal apparaat. Het is slechts in staat eenige weinige qualiteiten der lichtstralen waar te nemen (rood, geel, groen, blauw, wit, zwart). Slechts voor deze grondkleuren behoeven wij waarnemingsapparaten in het netvlies te zoeken.

De scherpte van den kleurenzin is te meten door den onderzochte te laten aangeven, op welken afstand hij in staat is de kleur van een vlak van bepaalde grootte waar te nemen. Anders uitgedrukt: het vermogen om kleuren op te vatten hangt af van en is omgekeerd evenredig met het oppervlak van het kleinste retinabeeld, dat den onderzochte nog in staat stelt de kleur te onderscheiden.

Om de verschijnselen, die zich bij het waarnemen van kleuren voordoen zooveel mogelijk onder één gezichtspunt te vereenigen en dichter bij het verstand te brengen, zijn voor en na verschillende theorieën uitgedacht. De voornaamste zijn die van Young-Helmholtz en die van Hering.

De theorie van Young-Helmholtz berust op het feit, dat men uit drie grondkleuren door menging alle kleuren van het spectrum kan krijgen. Zij neemt daarvoor rood, groen en violet. Krachtens het beginsel der specifieke energieën moet men dan 3 afzonderlijke stellen van receptorische zenuwvezels aannemen (Young), of 3 soorten van photochemische stoffen,

die de daartoe geschikte retina-receptoren kunnen prikkelen en waaraan dan in de hersenschors 3 soorten van percipieerende cellen beantwoorden (HELMHOLTZ). De indruk van andere kleuren ontstaat dan uit een vermenging der grondkleuren.

De theorie van HERING houdt rekening met het feit, dat de kleuren rood en groen, geel en blauw paarsgewijze bij elkaar hooren. Als men de kleuren van een paar vermengt, vormt zich geen tusschenkleur, doch de kleuren blusschen elkaar uit.

Op grond van de zooeven genoemde mengingswet mag aan een kleurentheorie de eisch worden gesteld, dat zij met niet meer dan drie gegevens uitkomt. Daaraan voldoet zoowel de theorie welke drie enkele kleuren aanneemt, als die, welke twee paren kleuren ten grondslag neemt.

De derde functie, de lichtzin, heeft betrekking op de meerdere of mindere intensiteit van den lichtprikkel. Zij staat niet op één lijn met de richtingszin en de kleurenzin; 't is meer een denkkwestie, een abstractie. De lichtzin is voor het aan helder licht geadapteerde oog in 't centrale deel sterker dan aan den omtrek, waar tenslotte het vermogen om lichtindrukken op te vatten ophoudt. Er is echter slechts een gering verschil in gevoeligheid voor licht tusschen de centrale en de periphere deelen van het netvlies. Daar het geenszins in de bedoeling ligt, hier een volledig systematisch overzicht van de physiologie der retina te geven, kunnen we de hoofdstukken, die in meer verwijderd verband staan met wat ons hier interesseert (aantal en verhouding der zenuwelementen) gevoegelijk laten rusten. Wel dienen we even stil te staan bij enkele punten, die het best met de dupliciteitstheorie van VON KRIES hun bespreking vinden. Deze theorie tracht n.l. een reeks van door de physiologie gevonden uitkomsten met reeds bekende anatomische verhoudingen in harmonie te brengen. De microscopische anatomie weet reeds lang, dat in de fovea centralis en onmiddellijke omgeving,

geen staafjes gevonden worden, doch enkel kegels. Naar de peripherie toe treden ook staafjes op, aanvankelijk in enkelvoudige kringen de kegels omgevend, doch weldra in dichter kransen van 3 of meer kringen, terwijl allengs het aantal kegels vermindert. De staafjes hebben verder het staafjesrood, de kegels missen een dergelijke kleurstof. Ziedaar de anatomische grondslag voor de theorie van Von Kries. De physiologie heeft geleerd dat in het aan helder licht geadapteerde oog de gevoeligheid voor kleuren in het centrum van het gezichtsveld verreweg 't grootst is en naar de peripherie toe langzaam afneemt. Verder is bij daglicht de fovea de plaats van het duidelijkst zien, want het is op de fovea, dat het retinabeeld valt, als we een voorwerp fixeeren. In schemerlicht en bij het aan donker geadapteerde oog, ziet echter juist andersom een plekje naast het centrum beter de vormen der dingen dan het centrale deel zelf en worden geen kleuren gezien. En eindelijk hebben de proeven uitgemaakt, dat de adaptatie voor zwak licht aan de peripherie zeer veel duidelijker aan den dag treedt dan in het centrale deel.

Om al deze feiten zooveel mogelijk onder één gezichtspunt te vereenigen, maakt de dupliciteitstheorie een scherp onderscheid tusschen het aan helder licht geadapteerde oog eenerzijds en het aan donker geadapteerde oog andererzijds. Zij stelt de hypothese op, dat de kegels de kleuren percipieeren en bij daglicht de werktuigen zijn voor het juist waarnemen van vormen. Het mechanisme der adaptatie heeft op hen geen bijzonder sterken invloed. De staafjes met hun erythropsine zijn daarentegen de organen voor het waarnemen en onderscheiden van vormen bij schemering. Kleuren nemen zij niet waar, doch hun gevoeligheid voor licht vermeerdert tijdens de adaptatie veel sterker dan die der kegels. Zooals elke theorie, ziet ook deze naar meer feiten uit, die zich met haar laten vereenigen en dan als even zoovele bewijzen voor haar juistheid

gelden. Zoo is het b.v. een steun voor deze theorie, dat verschillende dieren als vleermuis en mol, die het daglicht vermijden, geen kegels hebben, of zeer weinige, zooals nachtvogels; dat daarentegen dieren die bij voorkeur in helder zonlicht verkeeren, (schildpad, slang, vogels) haast uitsluitend kegels hebben.

Ook het ziektebeeld der aangeboren totale kleurenblindheid past geheel in de theorie van Von Kries, wanneer men aanneemt, dat bij de lijders alleen eindorganen van de waarde der staafjes zijn aangelegd.

DERDE HOOFDSTUK.

Overzicht der vroegere quantitatieve onderzoekingen.

Het besef van de groote onvolledigheid onzer kennis op dit gebied en het hoogst gebrekkige verband, dat men vooralsnog kan brengen tusschen den bouw van het netvlies en zijn verrichtingen, zijn voor vele onderzoekers een prikkel geweest, het quantitatief onderzoek ter hand te nemen. Daar van een systematische kennis der topographie van het netvlies nog lang geen sprake kan zijn, behoeft het ons niet te verwonderen, dat vele onderzoekingen zich bepalen tot ruwe schattingen der absolute getallen of tot een globale berekening der relatieve getalverhoudingen der verschillende nerveuse elementen. 't Spreekt van zelf, dat niet alle onderzoekers denzelfden weg gevolgd zijn; de een nam de physiologische proefneming te hulp, de ander onderzocht microscopisch-anatomisch. Eigenlijk zou het in een overzicht beter zijn, deze twee methoden apart van elkaar te houden. De wijze van behandeling maakt het echter practischer, de tijdsorde te volgen en wij beginnen daarom ons overzicht met het eerste belangrijke onderzoek, namelijk dat van SALZER.

De eerste meer opzettelijke poging om iets naders te weten te komen aangaande de getalverhoudingen der elementen van het netvlies, dagteekent van het jaar 1880, toen SALZER door onderzoek en berekening de verhouding tusschen de kegels en de opticusvezels trachtte te bepalen. [1])

[1]) Sitzungsberichte der „Wiener Akademie der Wissenschaften 1880" bl. 7.

Salzer stelde zich tot taak na te gaan, of er werkelijk meer kegels dan opticusvezels zijn en voorzoover mogelijk tot een juiste getalverhouding te komen. Het bleek hem, dat de retina van den pasgeborene, zoo spoedig mogelijk post mortem gefixeerd, het geschiktste onderzoekmateriaal is. Voor het onderzoek der opticusvezels gebruikte hij echter zonder bezwaar gezichtszenuwen van volwassenen. De vezels telde hij telkens maar in één klein vierkant, waarvan het oppervlak met behulp van micrometer en een kwadraat van spinnewebdraden, nauwkeurig was te berekenen. Om zeker te zijn, dat hij niet tot een te klein bedrag vezels zou komen, rekende hij ook de twijfelachtige mee. En voor de zekerheid werd elk plekje twee of drie maal afgeteld en 't gemiddelde als de gevonden waarde beschouwd. Nadat nu in eenige doorsnee een aantal vierkantjes *a*, willekeurig over 't gebied der doorsnede verdeeld, waren afgeteld — berekende hij hieruit, hoe groot in die doorsnede het gemiddeld bedrag der opticusvezels per vierkantje *a* was en noemde dat aantal *f*. Nu moest nog het totale oppervlak der doorsnee worden gevonden. Daartoe werd er een teekening op vergroote schaal van gemaakt. In de doorsnee bepaalde men met den micrometer den afstand van twee punten aan den omtrek. In de teekening werd de afstand der twee overeenkomstige punten eveneens bepaald. Daarmee was de verhouding der oppervlakten van doorsnee en teekening bekend en uit de met een planimeter gevonden oppervlakte der teekening kon nu terstond die van de doorsnee worden berekend. Hiermee was de onderzoeker nog niet aan het eind van de moeilijkheden. Immers het gemiddeld bedrag *f* was gevonden door het tellen van vierkantjes *a* in plekjes, waar vezels zijn, en geen bindweefsel septa. Het totale bedrag der bindweefselgebieden moest dus nog worden gevonden en van de totale oppervlakte worden afgetrokken. Daartoe werd de omtrek van het gezichtsveld in het mikroscoop en de bindweef-

selsepta daarin op papier geteekend. De geheele teekening werd nu op tinblad met een naald overgetrokken. De teekening op tinblad werd in haar geheel uitgesneden en gewogen en daarna werden de bindweefselgebieden afzonderlijk uitgesneden en eveneens gewogen. De verhouding der gewichten was tevens de verhouding der oppervlakten met en zonder bindweefsel. De juiste waarde van het opticusvezels bevattend deel der doorsnee was hiermee bij benadering gevonden. Zij die A en zij verder F het totaal aantal vezels, dan laat zich nu F gemakkelijk berekenen uit de evenredigheid $f : F = a : A$.

F bleek in den eersten opticus de waarde te hebben van 413,300. Een tweede opticus op dezelfde manier onderzocht, bleek als waarschijnlijke waarde voor F op te leveren 465,558 vezels en n°. 3 bleek 434,378 vezels te bevatten. Zoo komt SALZER tot het ronde getal van 438,000 opticusvezels.

Om de kegels te tellen nam SALZER het netvlies van voldragen neonati. Sclera en chorioidea werden verwijderd en om het netvlies goed vlak te kunnen uitspreiden, werd het door meerdere sneden van de fovea naar de peripherie gaande, in stukken verdeeld, met de staafjes- en kegellaag naar boven gekeerd. Een algemeene wet voor de verspreiding der kegels over de heele retina kon SALZER niet vinden. Wel bleek hem, dat in de Area centralis hun getal zeer groot was. Daar de retina op de manier, zooals SALZER onderzocht, niet lang goed blijft, bepaalde hij er zich toe, een aantal vierkantjes a af te tellen. Van de gevonden getallen werd enkel het minimum bedrag kegels voor een oppervlakje a en het maximum bedrag, dat natuurlijk in de Area centralis werd gevonden, in rekening gebracht. Voorzichtigheidshalve werd hiertoe niet gezocht in de fovea, omdat dat toch maar een zeer klein gebied is. Maar ook zonder dat is de veronderstelling, dat de gemiddelde waarde voor elk oppervlakje a juist midden tusschen dat minimum en maximum in ligt, wel zeer globaal.

Om nu het totale bedrag der kegels te vinden, moest de heele oppervlakte van het netvlies nog worden gemeten, weer met een planimeter en met aftrek van het gebied der blinde vlek; Is nu R. het totale oppervlak de retina na aftrek van het gebied der blinde vlek, a het oppervlakje, dat telkens werd geteld, n het gemiddeld aantal kegels per oppervlakje a, dan vindt men k, het totaal aantal kegels, gemakkelijk uit de evenredigheid $k : n = R : a$.

Op deze manier onderzocht SALZER een aantal netvliezen. Ter illustreering zullen enkele cijfers wellicht dienstig zijn.

In de eerste retina vond hij:

$R = 433$ m.m^2,

$a = 3025$ μ^2.

$n = 26$, dicht bij de fovea.

$n = 21$, aan de peripherie.

De hiermee overeenkomende bedragen der kegels zijn respectievelijk 3,720,600 en 3,005,100. Het waarschijnlijk bedrag neemt SALZER hier juist tusschen in en zoo komt hij tot een bedrag van 3,362,850 kegels.

Nog één voorbeeld ter illustratie. In een andere retina vond hij het volgende:

$R = 360$ m.m^2.

$a = 3249$ μ^2.

$n = 26$ in de buurt der fovea.

$n = 21$ aan de peripherie.

De hiermee overeenkomende uiterste grenzen voor het aantal kegels zijn 2,880,800 en 2,105,200 en het waarschijnlijk bedrag ligt voor SALZER weer juist midden in, n.l. 2,493,000 kegels.

Hij voerde nog 5 berekeningen op dezelfde wijze uit en kwam op grond dezer uitkomsten tot een bedrag, dat schommelt tusschen 3 millioen en 3,6 millioen. Hoewel zijn berekeningen nog al globaal zijn, maken zij toch een vrij betrouwbaren indruk, waarbij de schattingen zijner voorgangers geheel

vallen. Voor SALZER was het belangrijkste, gevonden te hebben, dat er beslist veel meer kegels zijn dan vezels.

Na SALZER heeft DU BOIS-REYMOND nadere onderzoekingen ingesteld naar de getalverhoudingen der retina elementen[1]). Hij onderzocht het centrale deel van het netvlies en wel langs physiologischen weg. Een stuk tinblad werd genomen en daarin werden over een oppervlakte van 5 c.m^2. 460 gaatjes geprikt in horizontale rijen, waarvan van elke 3 de middelste zóó ten opzichte van de onderste en bovenste was gerangschikt, dat telkens door gaatjes van 3 lijnen te zamen een groep van 5 werd gevormd, als op een test of dobbelsteen. De diameter der gaatjes bedroeg 0.2 m.m. en hun horizontale afstand telkens 2.5 m.m. Dit tinblad als object werd nu door een buis met scherm bekeken in een donker vertrek; de lichtbron was het daglicht, dat door een platten spiegel werd terug gekaatst; voor het scherp zien werden nog diaphragma's aangebracht. Het object kon over een grooten afstand willekeurig heen en weer worden verschoven, zoodat de gaatjes dan telkens meer of minder duidelijk zichtbaar werden. Op zekeren afstand zijn de gaatjes nog even afzonderlijk zichtbaar, doch beginnen reeds in horizontale lijnen ineen te vloeien. Nog verder gaande, komt men op een afstand, waarbij de lijnen, steeds onduidelijker wordende, eindelijk verdwijnen, zoodat het geheele vierkant den indruk van een homogeen oppervlak geeft, dat alleen wat minder helder is, dan wanneer er inplaats van het geperforeerde vierkant een werkelijk gat was uitgesneden. De eerste afstand (waarbij de puntjes zich in lijnen oplossen) en de tweede afstand (waarbij de lijntjes in het vlak verdwijnen) werden herhaalde malen en heen en terug gemeten. Herhaalde malen

[1]) DU BOIS-REYMOND. Inaug-dissert 1881.
Scheinheiten und kleinster Sehwinkel.
GRAEFE's Archiv 1886. 6 XXX 11.—3.

werd dat gedaan terwille van de nauwkeurigheid, daar elke bepaling uit den aard der zaak eenigszins vaag is. De eerste afstand bedroeg gemiddeld 303 c.m., de tweede 431 c.m. Op den eersten afstand vallen dan op elke 0.01 m.m^2. retina-oppervalk 74 lichtpunten, in het tweede geval 149 lichtpunten. Uit de berekeningen van SALZER komt men tot een bedrag van 136 kegels per 0.01 m.m^2. DU BOIS-REYMOND vond zelf eens 152 kegels per 0.01 m.m^2. De overeenstemming tusschen de resultaten van het microscopisch onderzoek (136 kegels per 0.01 m.m^2.) en van het physiologisch onderzoek (149 lichtpunten op 0.01 m.m^2.) waren voor hem voldoende grond, om te concludeeren, dat in de fovea evenveel (physiologische) „Empfindungskreise" zijn als kegels. Hij redeneert daartoe als volgt: Wanneer het bewuste deel der retina van 0.01 m.m^2. door meer lichtpunten getroffen wordt dan er elementen in zijn, dan worden deze alle geprikkeld en een egaal verlichte vlakte wordt gezien. Brengt men het object dichter bij het oog, dan vallen weldra evenveel lichtpunten op het retina-vlakje, als het elementaire zintuig eenheden bevat. Ook nu nog blijft het object den indruk van een egaal verlicht vlak maken, daar nog net alle elementen worden geprikkeld. Blijkbaar werd in de proef dit grensgeval bereikt op den afstand van 431 c.m., waarbij elke 0.01 m.m^2. der fovea, die volgens SALZER $\pm$ 136 kegels bevat, volgens de physiologische berekeningen door 149 lichtpunten wordt getroffen. Brengt men het object steeds dichterbij, dan zal een geringer aantal lichtpunten de retina treffen, zoodat een aantal der elementaire eenheden niet wordt geprikkeld, m. a. w. er treden in het vlak donkere gedeelten op; dat zijn de horizontale lijntjes, die beginnen op te doemen. Wat beteekent het nu volgens DU BOIS-REYMOND, dat op den afstand van 303 c.m. tenslotte de puntjes afzonderlijk zichtbaar worden? Dan vallen er precies half zooveel lichtpunten op de vlakte-eenheid der retina als toen de

lijntjes zichtbaar werden. Dat geeft te denken. Nu worden n.l. net om den ander de elementen geprikkeld en dat is juist het grensgeval voor het nog afzonderlijk kunnen waarnemen van de puntjes. Daartoe heeft men slechts noodig te veronderstellen, dat de elementen regelmatig over de vlakte-eenheid der retina zijn verspreid. Op nog geringer afstand zullen de punten duidelijk afzonderlijk zichtbaar zijn. De slotsom is, dat Du Bois-Reymond, door aan te nemen, dat in de fovea het aantal „Empfindungskreise" even groot is als het aantal kegels, m. a. w., dat daar de kegels de „Seheinheiten" zijn — tot een bevredigende verklaring van het experiment komt en tevens in overeenstemming is met en als 't ware een proef op de som levert voor Salzers uitkomsten. Uit verder voortgezette proeven bleek, dat het afzonderlijk onderscheiden gemakkelijker valt, wanneer het betreft weinig gemakkelijk fixeerbare objecten, dan wanneer het betreft punten of velden, die in grooten getale een groot vlak bedekken. De eerste weg leert den kleinsten gezichtshoek vinden (minimum separabile), de tweede weg leert ons de „Scheinheiten" vinden. Hierbij is een psychische factor in het spel. In 't eerste geval is de aandacht geconcentreerd op een gering aantal elementen, en daarom kan zij des te intensiever zijn.

Wertheim verrichtte in 1887 een reeks physiologische proeven, die zich geheel aansloten bij de experimenten van du Bois-Reymond[1]). Terwijl de laatste zich alleen bepaalde tot de fovea centralis onderzocht Wertheim hoe het buiten het gebied van het directe zien gesteld is met de „Seheinheiten" en de kegels. Bekend was reeds dat naar de peripherie toe zoowel de gezichtsscherpte als het aantal kegels steeds geringer wordt. Om het aantal „Seheinheiten" — physiologisch komen Seheinheiten en „Empfindungs-Kreise" op

[1]) Uber die Zahl der Seheinheiten im mittleren Teile der Netzhaut. Graefe's Archiv XXXIII — 2. bl. 137.

hetzelfde neer! — in het gebied van het indirecte zien na te gaan nam WERTHEIM soortgelijke proeven als DU BOIS-REYMOND. Van zeer groot belang bleek het hierbij te zijn steeds bij eenzelfde bepaalde lichtintensiteit te onderzoeken. WERTHEIM begon met de proeven van zijn voorganger te herhalen en kwam daarbij vrijwel tot dezelfde uitkomsten, n.l. in de fovea 147 Seheinheiten of Empfindungskreise. Bij 't onderzoek van het gebied van het indirecte zien werd de proef eenigszins gewijzigd. Er werd namelijk nog terzijde een scherm aangebracht 1½ à 1 M. voor het oog. In dat zwarte scherm bevond zich een horizontale rij van fijne openingen, van achteren door een lamp verlicht. Dit scherm was nu zóódanig opgesteld dat als één der gaatjes gefixeerd werd, het beeld van het tinblad temporaal de retina trof en wel respectievelijk 0.05, 0.1, 0.15, 0.2 enz. m.m. van het fovea beeld van het gefixeerde gaatje af, naargelang van het scherm het 1e, 2e, 3e, 4e enz. gaatje werd gefixeerd. Nu werd dan verder gehandeld als bij de proef van DU BOIS-REYMOND d.w.z. nadat met door accomodatie veroorzaakte fouten zooveel mogelijk rekening was gehouden, werden telkens de afstanden bepaald waarop de punten op het tinblad respectievelijk zich in lijnen oplossen of waarbij de lijntjes verdwijnen — terwijl natuurlijk een der puntjes uit het scherm gefixeerd werden. De uitkomsten van WERTHEIM zijn met die van SALZER niet in overeenstemming. — SALZER toch vond als minimaal aantal kegels per 0.01 m.m^2. 55 en WERTHEIM 20 („Seheinheiten"). Deze tegenspraak en ook het door SALZER gevonden feit dat er 7 à 8 maal zooveel kegels zijn als zenuwvezels worden eenigszins opgehelderd door de hypothese van FLEISCHL[1]) volgens welke in de fovea een opticusvezel slechts met één kegel in verbinding treedt — aan de peripherie

[1]) FLEISCHL. Die Verteilung der Sehnervenfasern über die Zapfen der menschlichen Netzhaut. Sitzungsberichte der Wiener Akademie 1887.

echter meerdere kegels omvat. — Na de proeven van Helmholtz en Du Bois-Reymond mag men aannemen, dat in de fovea elke kegel een zenuwvezel heeft en dus een eigen richtingsgevoel. Met deze inrichting is een maximum van gezichtsscherpte in de fovea geheel in overeenstemming. Daar er echter 7 à 8 maal zooveel kegels als primitieve vezels zijn moeten in de verdere gebieden der retina noodzakelijk meerdere kegels te zamen het met een gemeenschappelijke zenuwvezel doen, ten nadeele van het richtingsgevoel en dus van de gezichtsscherpte. Om de geleidelijke afneming van de acies visus naar de peripherie toe te verklaren heeft men zich slechts voor te stellen dat dicht bij de fovea enkele kegels tot een physiologische groep zijn vereenigd en dat naar den rand toe die groepen steeds meer kegels bevatten. Hoe nu echter het opmerkelijke feit te verklaren, dat het vermogen om bewegingen waar te nemen lang niet zoo snel afneemt naar den omtrek toe als de eigenlijke gezichtsscherpte? Inderdaad merken we in het gebied van het indirecte zien, reeds geringe beweging zeer goed op. — Om dit te verklaren is het volgens Fleischl voldoende aan te nemen, dat tusschen de kegels die physiologisch één groep vormen, d.w.z. die op één en dezelfde zenuwvezel uitloopen — nog bovendien andere kegels instaan die met een andere zenuwvezel in verbinding staan. Daardoor neemt anatomisch zoo'n physiologische groep nog meer plaats in op het retinavlak, wat het richtingsgevoel nog meer doet benadeelen, maar daardoor wordt ook mogelijk gemaakt dat reeds een geringe beweging zal worden waargenomen daar de prikkel van een kegeltje op zijn buurman kan overgaan die tot een ander zenuwvezel behoort, zoodat twee indrukken achter elkaar gepercipieerd. De belangwekkende hypothese van Fleischl komt dus in 't kort hierop neer: Buiten de fovea loopen meerdere kegels op één en dezelfde zenuwvezel uit — vormen dus physiologische groe-

pen, maar anatomisch staan ze door elkaar. Dit bewerkt bij een groote beperking van 't richtingsgevoel toch een groote scherpte in het waarnemen van bewegingen. Ook dat het indirecte zien de contouren onzeker en vaag tot het bewustzijn brengt, laat zich met deze inrichting goed verklaren.

Onze landgenoot KOSTER onderzocht in 1895 te Parijs in een aantal netvliezen hoever het staafjes vrije gebied in de fovea reikt [1]). Als diameter van dit gebied vond hij 0.44 m.m. tot 0.87 m.m. Ook onderzocht hij hoeveel kegels in dit gebied per lengte-eenheid werden gevonden. In de fovea telde hij op een lengte van 220 μ. 50 kegels; op ruim 1 mm. afstand daarvan vond hij 16 kegels op 110 μ. Het bleek hem, dat allengs staafjes tusschen de kegels optreden, welke staafjes pas verder naar den rand een aaneengesloten krans vormen om een kegel.

Wij sluiten de rij der onderzoekers, die zich voor de vermeerdering onzer kennis van de retina-elementen verdienstelijk hebben gemaakt met GUSTAV FRITSCH. Hij heeft gedurende een lange reeks van jaren met hardnekkigen ijver in en buiten Europa menschelijke retina's onderzocht, waar hij ze maar kon bemachtigen en zijn resultaten neergelegd in een belangwekkend met afbeeldingen rijk voorzien werk [2]). Wel is waar was zijn doel niet de topographische verhoudingen over de heele retina na te speuren en was zijn grondgedachte door vergelijkende studie van den bouw der Area bij de verschillende menschenrassen tot raskenmerken te kunnen komen — maar zijn werk bevat zooveel belangwekkende gegevens, dat een korte bespreking alleszins gerechtvaardigd is. Gedurende zijn langdurig verblijf in Afrika, Azië en Austra-

---

1) W. KOSTER. Etude sur les cônes et les bâtonnets dans la région de la fovea. centralis de la rétine chez l'homme. Archives d' ophtalmologie 1895.

2) G. FRITSCH. Uber Bau und Bedeutung der Area centralis des Menschen — 1908.

lië, wist hij zooveel onderzoekingsmateriaal machtig te worden, dat hij in 't geheel ongeveer 200 paar oogen heeft kunnen onderzoeken, zeker veel meer dan ooit voor of na hem iemand heeft gedaan. Hij ging als volgt te werk. Na fixatie werden in de celloïdine-preparaten achtereenvolgende horizontale coupes door de fovea genomen van 20 μ. dikte. De coupe die de kegels dwars doorsneed werd gephotographeerd bij een vergrooting van lineair 250. Aan deze photo's, waarvan de meeste prachtig gelukt zijn, laten zich aantal, dikte en groepeering der kegels in de fovea en onmiddellijke omgeving fraai bestudeeren. De breedte der rasvariaties in den bouw der Area centralis bleek verrassend groot te zijn en ook de individuen van eenzelfde ras loopen in dit opzicht nog weer zeer uiteen. Zoo kan de fovea zelf meer of minder duidelijk ontwikkeld zijn, eventueel zelfs ontbreken (albino's); de area kan een scherpen rand of een zacht gloeiende begrenzing vertoonen, een foveola kan aanwezig zijn enz. Van de schommelingen in aantal, grootte, groepeering en verspreiding der kegels in de fovea leveren de photo's in het werk van Fritsch een bijzonder duidelijk beeld. In den regel hebben de centraal in de fovea gelegen kegels een diameter van ongeveer 2 μ. naar de peripherie der fovea toe, waar de staafjes binnen optreden zijn ze tweemaal zoo dik. Vaak echter vindt men in 't midden dikkere kegels. Van een dicht op elkaar staan, zóódat op doorsnee zeshoeken ontstaan als in de honigraten der bijen, is meestal niets te bekennen. Integendeel, wel is er een streven naar groepsgewijze rangschikking, doch tusschen de groepen in bevinden zich ledige ruimten, door geen enkel element opgevuld. Het schema van Aubert en andere physiologen (ter plaatse bl. 106) is dus niet houdbaar. En om over de gezichtsscherpte een oordeel te vellen zal men vooral hebben na te gaan, hoeveel kegels per vlakte-eenheid in de fovea worden gevonden. In de meeste der preparaten heeft Fritsch

de daartoe noodige tellingen verricht. Daar de photo's bij een lineaire vergrooting van 250 zijn genomen, beteekent dus 1 c.m². op de afbeelding in de werkelijkheid een vlakte-eenheid van $(\frac{1}{250})^2$ c.m². of 0.0016 m.m². Naar gelang van ras, individu en plaats in de fovea (centraal of peripheer) vond FRITSCH de meest uiteenloopende cijfers, wisselend van 180 kegels per c.m². tot 24 per c.m². Uit de vele tellingen komt FRITSCH tot een gemiddelde van 80 à 90 kegels per c.m². (= 0.0016 m.m².) Ondanks de groote verscheidenheid, ook binnen een en hetzelfde ras, meent FRITSCH toch tot raskenmerken gekomen te zijn. Waar een voortreffelijk gezichtsvermogen wordt waargenomen als raskenmerk, daar is volgens hem in den bouw der fovea een weerspiegeling daarvan te zien, men vindt dan n.l. een fijne en gesloten mozaïk der centrale kegels. Aan een geringe aantal kegels per vlakte-eenheid beantwoordt een geringe gezichtsscherpte. Zooals reeds gezegd is, treedt op geen der afbeeldingen duidelijk de zeshoekige doorsnee der kegels op. Veelal zijn ze te dun of staan ze te los van elkaar, dan dat er van eenige wederkeerige afplatting sprake kan zijn. Alleen in de peripherie waar de kegels grooter worden en meer gesloten naast elkaar staan heeft men nu en dan kans de zeshoek mozaïk op te merken. Toch waren AUBERT e.a. om de kegels als de „Seheinheiten" in de fovea te kunnen opvatten uitgegaan van de hypothese der zeshoekige mozaïk.

Hoewel nu deze hypothese vervalt, acht FRITSCH het los naast elkaar staan der kegels geen bezwaar tegen, doch veeleer een argument vóór de opvatting der kegels (in de fovea) als „Seheinheiten". Voor de nadere bewijsvoering hierover kunnen we naar zijn werk verwijzen.

VIERDE HOOFDSTUK.

Eigen onderzoekingen.

Uit het voorgaande is gebleken, dat voor het quantitatief onderzoek van den bouw der retina twee wegen openstaan, namelijk de physiologische proefneming en de microscopisch-anatomische methode. In den tegenwoordigen stand der physiologie heeft de eerste methode nog maar een beperkte draagwijdte. Wel is waar heeft Du Bois-Reymond langs dezen weg op keurige wijze het aantal kegels onderzocht, doch op de andere elementen zou deze methode vooralsnog bezwaarlijk zijn toe te passen. De hier volgende onderzoekingen bepalen zich uitsluitend tot de laatste, de microscopisch anatomische methode. Zij kan weer, zooals we zagen, van versch en van gehard materiaal gebruik maken. Versch materiaal, zooals Salzer en Koster het hebben onderzocht, heeft voor dit onderzoek niet ter beschikking gestaan. Inderdaad kost het veel moeite, zich dit te verschaffen. Extirpatie van een oog met normaal netvlies komt niet veel voor en ook de verloskundige kunstbewerkingen, perforatie en decapitatie, welke een kans bieden voor versch materiaal, zijn gelukkig zelden noodzakelijk. Trouwens, hoezeer het gewenscht is voor een direct onderzoek der staafjes en kegels, voor een breeder onderzoek van de nerveuse elementen is het veel minder geschikt dan gehard materiaal. Onze onderzoekingen zijn alle verricht op gehard materiaal van één en hetzelfde oog. Dit is blijkbaar eerder een voordeel dan een nadeel. De opgaven

in de litteratuur over de verschillende afmetingen in het oog loopen toch zeer uiteen. Deels kunnen deze verschillen verklaard worden uit de onderscheidene subjectieve opvattingen en definities der onderzoekers, zoomede uit de verschillende manieren van voorbehandeling van het materiaal, maar ten deele bestaan er toch werkelijk schommelingen zooals de metingen van Dr. ZEEMAN op 24 emmetrope oogen verricht, hebben aangetoond. Voor de onderlinge betrouwbaarheid der verschillende uitkomsten is het daarom gewenscht, dat ze aan hetzelfde materiaal zijn ontleend.

Het onderzochte oog was te voren door een aequatorale snede in een voorste en achterste helft gescheiden. Van de achterste helft waren na zorgvuldige fixeering, harding enz., een aantal volledige verticale coupes vervaardigd, die door de fovea en de zenuw gingen. Deze konden zoo worden bestudeerd, terwijl nog een groot deel van het geharde netvlies beschikbaar was om nieuwe coupes te vervaardigen.

Het bleek voor het onderzoek noodzakelijk, om zeer dunne coupes te maken; en daarom werd voor de insluiting van het preparaat aan paraffine de voorkeur gegeven boven celloidine. Aan de insluiting in paraffine ging vooraf behandeling met alcohol absolutus en aether, een dag — alcohol absol. 30 min. — xylolcederolie 30 min. op de broedstoof, xylolparaffine 1 uur in de broedstoof (temperatuur 57°) en paraffine 2 u. in de broedstoof. Na de insluiting werd het preparaat bevestigd en ingesteld in het microtoom, verschillend, naarmate het doel was verticale of horizontale coupes te vervaardigen. De practijk leerde dat een horizontale coupe voor de bestudeering van de kegels en staafjes zonder bezwaar 6 μ dik kan zijn, terwijl een verticale coupe voor het quantitatieve onderzoek der verschillende lagen alleen bij een dikte van niet meer dan 3 μ behoorlijk geschikt is. Daarnaar werd het microtoom ingesteld — dus op 6 μ bij horizontale en op 3 μ bij verticale

coupes en tenslotte werden de doorsneden gekleurd met haemateine en eosine, waarna zij voor microscopisch onderzoek geschikt waren.

Om een eenigszins geregeld overzicht van de verrichte onderzoekingen te geven, komt het mij gewenscht voor, niet den werkelijken loop van den dagelijkschen arbeid te volgen, doch systematisch te werk te gaan en eerst te behandelen het onderzoek, voor zoover betreft de verticale coupes en daarna het onderzoek der horizontale of tangentieele coupes.

Een verticale coupe bevat theoretisch een oneindig aantal optische doorsneden. Onder optische doorsnede verstaat men toch het meetkundig vlak onder het microscoop dat geconjugeerd is met de waarnemende apparaten van het oog des onderzoekers. De elementen in dat vlak zullen dus scherp zijn ingesteld, terwijl de onduidelijker zichtbare blijkbaar in een ander niveau liggen.

Telt men per optische doorsnee dan laat men buiten rekening de derde afmeting, want alles wat men in die optische doorsnee vindt, ligt in één vlak. De derde afmeting zal dus daarna in rekening moeten worden gebracht. Men kan echter ook alles tellen wat men in een doorsnede aantreft, onverschillig of het in hetzelfde of in een lager niveau ligt.

Met behulp van de micrometer schroef kan men elementen uit verschillende niveaux dan achtereenvolgens instellen. Dan telt men dus ook in de derde afmeting, de dikte. Beide methoden heb ik toegepast en ik ben met de laatste begonnen. In coupes van 3 μ dikte werd alles geteld wat zichtbaar was of met de schroef zichtbaar kon worden gemaakt.

I. ONDERZOEK IN DIKTE COUPES.

Er werd met behulp van een oculair micrometer van 1 c.M. lengte geteld. De afstand van 1 c.M. was in 10 m.M. verdeeld

en elke m.m. weer in 10 gelijke deelen. Het oculair 7*a* werd gebruikt, zoodat over 100 deelstreepjes telkens een lengte van 100 × 0.0027 m.m. = 0.27 m.m. werd afgeteld. (REICHERT). Ik telde aanvankelijk alleen de buitenste en binnenste korrels. Wat de staafjes en kegels betreft, het bleek dat deze in vele coupes door welke oorzaak dan ook zóó slecht zich van elkaar lieten onderscheiden, dat het hopeloos was op deze manier daarover betrouwbare gegevens te verzamelen. En ook de gangliencellen liet ik voorloopig rusten.

Met behulp van den oculair micrometer kon nu telkens een gebied van 100 deelstreepjes à 0.0027 m.m. vrij nauwkeurig worden afgeteld. Het resultaat der tellingen vindt men in de volgende tabel.

In verticale coupes van 3 μ dikte uit een gebied dat 8 à 10 m.m. temporaal van de zenuw ligt, vond ik, telkens een gebied van 100 deelstreepjes (0.27 m.m.) aftellende, achtereenvolgens de volgende getallen:

Binnenste korrels.	Buitenste korrels.
76, 93, 112, 95, 85,	264, 249, 303, 262, 260,
140, 108, 136, 143, 127,	361, 310, 320, 332, 343,
137, 126, 138, 115, 107,	340, 327, 320, 314, 298,
112, 112, 107, 92, 98,	306, 317, 293, 264, 305,
104, 109, 106, 105, 107,	287, 292, 294, 264, 307,
113, 115, 82, 100.	294, 284, 256, 285.

Dat is totaal 3198 binnenste en 8651 buitenste korrels over een deel van het netvliesoppervlak, dat 29 × 100 deelstreepjes = 29 × 0.27 m.m. lang en 3 μ breed is.

In verticale coupes van 3 μ dikte uit een gebied, dat 2 à 3 m.m. nasaal ligt, werden op dezelfde wijze tellende, de volgende getallen gevonden:

Binnenste korrels.	Buitenste korrels.
171, 155, 189, 148, 186,	402, 373, 360, 309, 369,
189, 191, 190, 110, 103,	377, 383, 421, 244, 249.

Dat is totaal 1632 binnenste en 3487 buitenste korrels over een deel van het netvliesoppervlak, dat 10 × 100 deelstreepjes = 10 × 0.27 m.m. lang is en 3 μ breed.

Verticale coupes van 3 μ dikte uit een gebied dat 6 à 8 m.m. temporaal van de zenuw ligt leverden de volgende cijfers op:

Binnenste korrels.	Buitenste korrels.
135, 153, 163, 165, 159, 139,	297, 322, 259, 272, 294, 297,
242, 245, 230, 258, 221, 223.	401, 388, 338, 401, 357, 402.

Dat is totaal 2333 binnenste en 4028 buitenste korrels over een netvliesoppervlak van 12 × 0.27 m.m. lang en 0.003 m.m. breed.

In een andere serie loodrechte coupes, bijna alle uit de meer centrale deelen van het netvlies, werd op dezelfde wijze het aantal gangliencellen geteld. De uitkomst was, dat over een deel der retina, dat 50 × 100 × 0.0027 m.m. lang en 0.003 m.m. breed is, werden gevonden ongeveer 1200 gangliencellen.

Was het geoorloofd de gevonden getallen als maatstaf voor het heele netvlies te nemen, dan zou men op een oppervlakte van 500 m.m². vinden:

196 millioen buitenste korrels;
86 millioen binnenste korrels;
14 millioen gangliencellen.

Deze getallen zijn echter onbetrouwbaar, zij zijn veel te hoog, vooral voor de gangliencellen. Allereerst toch behooren de onderzochte gebieden vooral die der gangliencellen bijna alle tot de centrale helft, waar de dichtheid veel grooter is

dan naar den rand toe. Verder gaat deze becijfering uit van de onderstelling, dat alle onderzochte coupes precies 3 μ dik zijn. Bij zulke minimale afmetingen als 3 μ, bestaat er echter telkens kans, dat een lichte verschuiving of druk hier of daar onder het snijden de coupe dunner of dikker zal doen uitvallen. Er is echter nog een andere gewichtige factor, die in rekening moet worden gebracht, dat is namelijk de verhouding van de dikte der korrels tot die der coupes. Een korrel die even dik is als een coupe (3 μ) zal in twee coupes worden geteld, zooals met een eenvoudige figuur gemakkelijk is in te zien. Een korrel die 2 maal zoo dik is als een coupe zal in 't algemeen aan drie lagen deel hebben en dus drie maal worden geteld. In 't algemeen zal een korrel, die n $\times$ de dikte der coupe heeft, n + 1 maal worden geteld. Dr. ZEEMAN, met wien ik deze zaak besprak, ontwikkelde de interessante stelling, dat deze formule blijft doorgaan, als n kleiner is dan 1. Dit is mijns inziens een belangrijke vingerwijzing voor eventueele onderzoekingen op dit terrein. In ons geval is b.v. voor de buitenste korrels n = 2 te stellen, daar een buitenste korrel op 6 μ dikte wordt gerekend. Het gevonden aantal zou dus door 3 moeten worden gedeeld, zoodat wij dan komen op ongeveer 65 millioen. Ook dit getal is echter nog veel te hoog, daar de onderzochte stukjes meest tot het centrale deel van het netvlies behooren. De slotsom is, dat de gevonden uitkomsten eenig idee geven over de verhouding der aantallen van buitenste en binnenste korrels en gangliencellen en verder hebben we de zekerheid, dat die uitkomsten eenige malen te groot zijn.

II. ONDERZOEK IN OPTISCHE DOORSNEDEN.

Meer vruchtdragend is het onderzoek per optische doorsnede, (zie boven). Dit onderzoek, waarbij dus alleen werd geteld wat den indruk maakt in één vlak te liggen en de derde afmeting pas daarna in rekening werd gebracht, heeft zich

uitgestrekt over een volledige loodrechte doorsnede, gaande door fovea en zenuw. Zoo goed mogelijk werden hierin de opeenvolgende lagen onderzocht.

Op achtereenvolgende afstanden van de fovea werd in elk der lagen de breedte of liever dikte en de dichtheid van bezetting met nerveuse elementen nagegaan. Daaruit werd het aantal dier elementen op elk der bekende afstanden per optische doorsnede berekend en tenslotte werd zoo nauwkeurig mogelijk hierop een raming van het totale aantal gegrond. Een korte beschrijving der verschillende lagen moge hier nu allereerst volgen.

I. DE LAAG DER STAAFJES EN KEGELS.

Op de loodrechte doorsnede vertoont deze laag eene zeer groote eenvormigheid. Op de membrana limitans externa staat het paalwerk der staafjes en kegels. In de fovea staan de zeer dunne kegels dicht op elkaar en ontbreken de staafjes. Naar den rand toe worden de kegels dikker en treden weldra staafjes op — eerst één, later twee, drie of meer, tusschen twee kegels in. Bij den rand worden de kegels schaarsch en zeer dik, het aantal staafjes laat zich echter wegens de dichte bezetting slecht nagaan. De gevonden quantitatieve verhoudingen zijn in het later volgend tabellarisch overzicht opgenomen.

II. DE LAAG DER BUITENSTE KORRELS.

Deze laag is midden in de fovea 10 deelstreepjes (1 deelstreepje = 0.0027 m.m. = 2.7 μ) dik en de bezetting met korrels is eenigszins ijl.

Even buiten den rand der fovea is de dikte geringer, de bezetting echter dichter. Weldra bedraagt de dikte weer 10 deelstr. of meer; de bezetting met korrels blijft vrij gelijkmatig dicht en wordt alleen bij den rand duidelijk spaarzamer.

Temporaal werden op de achtereenvolgende afstanden van 150, 210, 250, 370, 400, 460, 480 en 500 deelstr. (elk van 0.027 m.m.) van de fovea gevonden de respectieve dikten van 13, 12, 11, 10, 9, 8, 7, en 6 deelstreepjes (elk van 0.0027 m.m.).

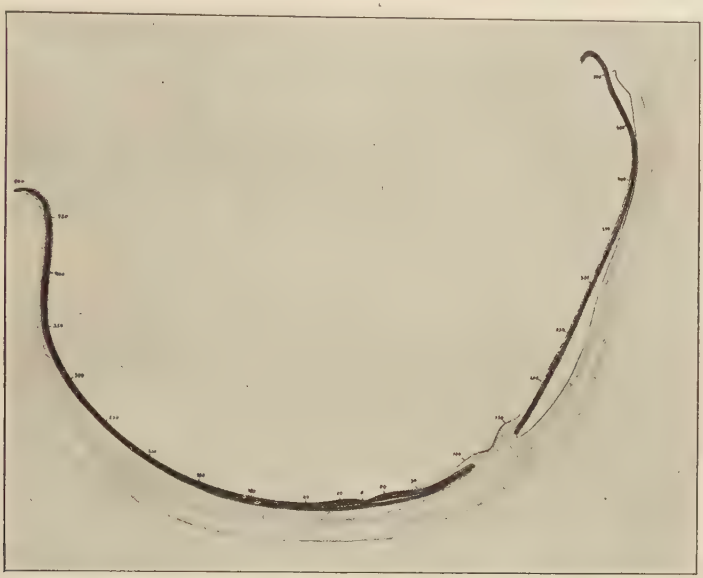


Fig. 1.

Nasaal van de fovea werd de laag iets dikker gevonden, b.v. 14 à 15 deelstreepjes op de afstand 180 van de fovea en ook verder op, naar de rand bleef de laag ongeveer 10 dik. De bezetting met korrels is ook hier overigens weer gelijkmatig, onder voorbehoud van een geleidelijke verijling naar de periferie toe. Voor de gevonden aantallen per optische doorsnee verwijs ik weer naar de tabel.

III. BINNENSTE KORRELLAAG.

Deze laag is midden in de fovea nog weinig compact en 7 à 8 deelstr. dik, naar den rand der fovea neemt de dikte echter terstond snel toe, zoodat zij temporaal van de fovea weldra 18 deelstr. bedraagt.

Respectievelijk werden op de afstanden: 20, 50, 120, 150, 200, 270, 340, 380—500, voor de dikte de volgende afmetingen gevonden: 16, 14, 10, 9, 8, 7, 6, 5, 4 deelstr. Het ijler worden van de bezetting met korrels begint reeds op den afstand van 100 deelstr. (oc. 2).

Nasaal van de fovea en dicht daarbij is de laag zeer dik en blijft dikker dan op de overeenkomstige afstanden temporaal. Zoo bleek op de afstanden 20, 50, 100, 150, 330, 370,—480 deelstr. van de fovea de dikte te bedragen achtereenvolgens 20, 16, 12, 10, 9, 8 en 7 deelstr. (obj. 7*a*). Ook hier neemt de compactheid weer geleidelijk af.

IV. DE GANGLIENCELLENLAAG.

Deze laag is in de fovea zeer dun — 4 deelstr. — en ijl bezet. Buiten den fovea rand bedraagt echter de dikte al zeer spoedig 16 deelstr. en is de bezetting zeer dicht. Op 30 deelstr. temporaal bedraagt de dikte 20, op 50 deelstr. 12, op 100 deelstr. 8 en op 150 deelstr. nauwelijks 5 deelstr. (oc. 7*a*). Van nu af treden reeds duidelijk gapingen in de gelederen op en wordt de laag steeds dunner en ijler, zoodat zij aan den rand nauwelijks 1 à 2 cellen dik is en de naast elkaar liggende cellen verder uit elkaar komen. Vooral in de middelste gebieden treden tusschen de groote gangliencellen vele kleine op.

Neuswaarts van de fovea is de dikte ook weldra 20 deelstr. tot ze bij de zenuw (op ± 100 deelstr. afstand) 7 bedraagt. Nasaal van de zenuw is de laag weldra zeer dun, hoewel aanvankelijk nog goed aaneengesloten; naar de peripherie toe worden de cellen weer steeds zeldzamer.

De volgende tabel geeft een overzicht van de gevonden aantallen der nerveuse elementen op de opeenvolgende afstanden. De getallen geven alle aan het bedrag, gevonden over

1 deelstr. oculair 2 = 0.027 m.m.

1 deelstr. oculair 7a = 0.0027 m.m. (Reichert).

een lengte van 100 deelstr. (oc. 7*a*) en telkens is dus geteld in een optische doorsnee. Wat dus den indruk maakte van in een ander niveau te liggen, werd niet meegeteld.

Per optische doorsnee over een lengte van 0.27 m.m.

Slaapwaarts.

	Kegels	Staafjes	Buitenste korrels	Binnenste korrels	Ganglien-cellen
In fovea.	74	9	122	182	45
20 deelstr. temp.	50	20	114	225	121
50 „ „	40	50	81	109	79
100 „ „	35	70	178	109	42
150 „ „	30	90	200	81	49
200 „ „	25	100	200	110	30
250 „ „	20	80	180	95	19
300 „ „	20	80	180	106	29
350 „ „	16	100	180	96	26
400 „ „	16	100	150	78	19
450 „ „	16	100	120	69	16
500 „ „	16	100	63	38	12

Neuswaarts.

20 deelstr. nas.	50	20	115	200	151
50 „ „	40	50	87	150	96
100 „ „	35	70	170	125	53
150 „ „	28	100	200	116	53
200 „ „	25	100	200	132	37
250 „ „	25	100	200	113	32
300 „ „	20	80	200	99	29
350 „ „	20	80	150	60	27
400 „ „	18	100	100	56	18
450 „ „	16	100	90	50	12
500 „ „	16	100	54	34	12

(1 deelstr = 0.027 m.m.).

Om nu uit deze getallen, die op een optische doorsnede betrekking hebben, te komen tot eene berekening over de

heele retina met hare drie dimensies, moeten wij onderstellen, dat in het gebied, waarop eenig getal betrekking heeft, de wijze van verspreiding der elementen homogeen is. De beschouwing van horizontale en verticale coupes leert dat deze onderstelling inderdaad opgaat.

De vraag is nu allereerst, hoe we de ontbrekende derde dimensie hier moeten invoeren. Onderstellen we, om op deze vraag een antwoord te geven, dat in eenig geteld gebied de optische doorsnee der korrels 20 deelstreepjes (a) breed is en 100 (b) lang, (die „breedte" is dus feitelijk de „dikte" van de laag). In dat vlak blijken 80 korrels geteld te worden. We nemen nu in de derde afmeting willekeurig een dikte van 100 deelstreepen (b) aan. Dan krijgen we een „blokje", dat op het netvlies oppervlak juist 100 × 100 deelstr. = 0.0729 m.m^2. in beslag neemt. Om nu te berekenen hoeveel korrels zich in die ruimte bevinden, redeneeren we als volgt:

In een oppervlak van $a \times b = \frac{20}{100} b \times b = \frac{1}{5} b^2$. bevinden zich 80 cellen; in b^2 dus 400, zoodat in een lengte van $b \sqrt{400} =$ 20 cellen gaan. In de derde afmeting rekenen we dus op b = 100 deelstreepjes een aantal van 20 korrels. We hebben dan derhalve in een ruimte, die 20 deelstr. (a) breed, 100 (b) lang en 100 (b) diep is 20 × 80 cellen = 1600 korrels.

Deze ruimte, dat „blokje", neemt op het retina oppervlak een vlakje in beslag dat b × b = (100 × 0.0027 m.m.^{2}) = 0.0729 m.m^2. groot is. We kunnen dus zeggen, dat in het onderhavige gebied zich per 0.0729 m.m^2. 1600 korrels bevinden, bij welke uitkomst alle drie dimensies in rekening zijn gebracht.

Deze methode, waarbij dus alle drie afmetingen der lagen in rekening worden gebracht, werd nu op geheel dezelfde wijze op alle drie lagen in de verschillende onderzochte gebieden toegepast. Daartoe moest telkens de dikte (= „breedte") der onderzochte laag worden nagegaan, en tevens moest geteld

worden het aantal der nerveuse elementen in de betreffende optische doorsnede aanwezig. Dan kon het zooeven ontwikkeld beginsel om de derde afmeting in rekening te brengen, worden toegepast. Alleen het aantal kegels en staafjes kon eenvoudiger worden gevonden, daar van deze in de derde afmeting telkens maar één element wordt gevonden.

Om een en ander nog duidelijker te maken geven we hier als voorbeeld de volledige berekening van het aantal buitenste korrels per vierkantje van 0.0729 m.m^2. in de achtereenvolgens onderzochte temporale gebieden.

Temporaal. Buitenste korrels.

	Per optische doorsnee van 100 deelstr. (b).	Breedte (a).	In de derde afmeting (b). Per 0.0729 m.m.^{2}
Fovea	122	10 deelstr.	$^{10}/_{100}$ b × b = 122; b = $\sqrt{}$ 1220 = 35. 4270
0.54 m.m. temp.	114	7 ,,	$^{7}/_{100}$ b × b = 114; b = $\sqrt{}$ 1600 = 40. 4560
1.35 ,, ,,	81	10 ,,	$^{10}/_{100}$ b × b = 81; b = $\sqrt{}$ 810 = 28. 2268
2.7 ,, ,,	178	12 ,,	$^{12}/_{100}$ b × b = 178; b = $\sqrt{}$ 1500 = 38. 6764
4.05 ,, ,	200	13 ,,	$^{13}/_{100}$ b × b = 200; b = $\sqrt{}$ 1500 × 38. 7600
5.4 ,, ,,	200	12 ,,	$^{12}/_{100}$ b × b = 200; b = $\sqrt{}$ 1700 = 41. 8200
6.75 ,, ,,	180	11 ,,	$^{11}/_{100}$ b × b = 180; b = $\sqrt{}$ 1600 = 40. 7200
8.1 ,, ,,	180	10 ,,	$^{10}/_{100}$ b × b = 180; b = $\sqrt{}$ 1800 = 42. 8400
9.45 ,, ,,	180	10 ,,	$^{10}/_{100}$ b × b = 180; b = $\sqrt{}$ 1800 = 42. 8400
10. ,, ,,	150	9 ,,	$^{9}/_{100}$ b × b = 150; b = $\sqrt{}$ 1700 = 41. 6350
12.15 ,, ,,	120	8 ,,	$^{8}/_{100}$ b × b = 120; b = $\sqrt{}$ 1500 = 39. 4680
13.5 ,, ,,	63	6 ,,	$^{6}/_{100}$ b × b = 63; b = $\sqrt{}$ 1050 = 32. 2016

Dit voorbeeld ter toelichting moge voldoende zijn. In de volgende tabel vindt men nu een volledig overzicht van de op geheel dezelfde wijze verkregen getallen voor alle elementen, zoowel temporaal als nasaal per vierkantje van 0.0729 m.m^2. Voor de kegels en staafjes konden door eenvoudig tot de tweede macht te verheffen de getallen worden gevonden, daar voor hen de derde afmeting buiten beschouwing kan blijven. Voor de andere elementen werd op de toegelichte manier die derde dimensie in rekening gebracht.

Aantal elementen per 0,0729 m.m.^{2} van het boloppervlak.

Temporaal.

	Kegels	Staafjes	Buitenste korrels	Binnenste korrels	Ganglien-cellen
Fovea	5476	—	4270	7544	1035
0.54 m.m. temp.	2500	400	4560	8325	3267
1.35 „ „	1600	2500	2268	3952	1975
2.7 „ „	1225	4900	6764	3270	966
4.05 „ „	900	8100	7600	2430	1470
5.4 „ „	625	10000	8200	3960	810
6.75 „ „	400	6400	7200	3325	418
8.1 „ „	400	6400	8400	4028	290
9.45 „ „	256	10000	8400	3840	338
10.8 „ „	256	10000	6350	3042	304
12.15 „ „	256	10000	4680	2553	256
13.5 „ „	256	10000	2016	1178	144

Nasaal.

Fovea	5476	—	4270	7544	1035
0.54 m.m. nas.	2500	400	3680	6400	4057
1.35 „ „	1600	2500	2500	5120	2108
2.7 „ „	1225	4900	6630	4000	1431
4.05 „ „	874	10000	7800	3944	1431
5.4 „ „	625	10000	8200	4752	888
6.75 „ „	625	6400	7800	3842	640
8.1 „ „	400	6400	7800	3100	522
9.45 „ „	400	64000	6300	2460	486
10.8 „ „	324	10000	3840	1680	324
12.15 „ „	256	10000	2700	1350	144
13.5 „ „	256	10000	1575	1050	144

Op grond van bovenstaande uitkomsten werd nu het achterin weergegeven diagram samengesteld, waarop de verkregen resultaten graphisch zijn voorgesteld. In elk gebied werd op de loodlijn afgemeten een lijn, die aangeeft het aantal elementen, dat daar per 0.0729 m.m^2. aanwezig is. De vereeniging

der zoo verkregen snijpunten doen tenslotte de krommen ontstaan. In de conclusies zullen wij dit diagram nader beschouwen.

Om nu uit de ten dienste staande gegevens eindelijk de absolute aantallen te berekenen, dienen we in het oog te houden, dat de elementen in quantitatief opzicht concentrisch om de fovea zijn gerangschikt en dat het geheele netvlies ten naaste bij de helft van een boloppervlak bekleedt. De achtereenvolgende gebieden zijn dus bolsegmenten, respectievelijk bolschijven. De stereometrie leert ons, dat het oppervlak van een bolsegment en ook van een bolschijf gelijk is aan het product van de hoogte en den omtrek van den grooten cirkel. Daar alle deelen tot denzelfden bol behooren, is deze laatste factor, de omtrek van den grooten cirkel, voor alle gelijk. Hieruit volgt, dat hun oppervlakten zich verhouden als hun hoogten, dat is als hun projecties op den straal. Zijn deze verhoudingen te vinden? Ja. Daartoe verdeelen we in een cirkelkwadrant den hoek van 90° in 10 gelijke deelen, zoodat achtereenvolgens hoeken van 9°, 18° 27° enz. ontstaan. Projecteert men hun hoekpunten op den gemeenschappelijken straal, dan zijn hun projecties hun cosinussen en de verhouding der stukken waarin de straal aldus is verdeeld, wordt aangegeven door de achtereenvolgende verschillen der cosinussen. Nu hebben deze, zooals de goniometrie leert, voor de hoeken van 9°, 18°, 27°, 36°, 45°, 54°, 63°, 72°, 81° de achtereenvolgende waarden: 0,98769, 0,95106, 0,89101, 0,80902, 0,70711, 0,58779, 0,45399, 0,30902, 0,15643.

De achtereenvolgende stukken, waarin hunne projecties den straal hebben verdeeld, verhouden zich als de verschillen dezer cosinussen. Het zal duidelijk zijn, dat de hoogten der bolschijven (resp. segmenten) die onderzocht zijn, zich precies zoo verhouden en dus evenzoo hunne oppervlakten. Ronden wij nu die verhoudingsgetallen tot eenvoudigere af en be-

denken wij, dat ook vlak bij de fovea een klein gebied is onderzocht en dat ook aan de andere zijde van de bolhelft nog een klein retinastukje van 15 deelstreepjes overblijft, dan komen we tot de slotsom, dat de achtereenvolgende gebieden zich ten naaste bij verhouden als de volgende getallen, welker berekening wij hier gevoegelijk achterwege kunnen laten: 1, 20, 30, 60, 90, 100, 120, 140, 150, 150, 155, 50. De coëfficienten 2 en 50 behooren dan bij de twee laatst genoemde gebieden.

Wil men dus het werkelijke aantal elementen in een kleinen boldriehoek berekenen, dan heeft men het getal, dat het aantal elementen per vierkante eenheid aangeeft, achtereenvolgens voor de verschillende gebieden met de daarbij behoorende verhoudingsgetallen als coëfficienten te vermenigvuldigen.

In de volgende tabel vindt men de aldus verkregen uitkomsten opgenomen.

Aantal elementen in de achtereenvolgende gebieden van een boldriehoek van 0.777 m.m².

Temporaal.

	Berekend oppervlak.	Kegels	Staafjes	buitenste korrels	binnenste korrels	Ganglioncellen
Fovea.	1 × 100 deelstr.	54	0	42	75	10
0.54 m.m. temp	20 × „ „	500	80	912	1664	652
1.35 „ „	30 × „ „	480	750	680	1185	291
2.7 „ „	60 × „ „	735	2940	4056	1962	579
4.05 „ „	90 × „ „	810	7290	6840	2187	1323
5.4 „ „	100 × „ „	625	10000	8200	3960	810
6.75 „ „	120 × „ „	480	7680	8640	3984	501
8.1 „ „	140 × „ „	560	8960	11760	5642	406
9.45 „ „	150 × „ „	384	15000	12600	5760	507
10.8 „ „	150 × „ „	384	15000	9525	4561	456
12.15 „ „	155 × „ „	396	15500	7254	3952	396
13.5 „ „	50 × „ „	132	5000	1000		70
Totaal . .	1066 × 100 deelstr. = 0.777 m.m².	5641	88000	71509	35729	6301

Nasaal.

	Berekend oppervlak.	Kegels	Staafjes	buitenste korrels	binnenste korrels	Ganglioncellen
Fovea.	1 × 100 deelstr.	54	0	42	75	10
0.54 m.m. nas.	20 × „ „	500	80	736	1280	810
1.35 „ „	30 × „ „	480	750	750	153	630
2.7 „ „	60 × „ „	735	2940	3978	2400	858
4.05 „ „	90 × „ „	735	9000	7020	2546	1287
5.4 „ „	100 × „ „	625	10000	8200	4752	888
6.75 „ „	120 × „ „	750	7680	9360	4608	768
8.1 „ „	140 × „ „	560	8960	10920	4340	728
9.45 „ „	150 × „ „	600	9600	9450	3690	729
10.8 „ „	150 × „ „	486	15000	5860	2520	486
12.15 „ „	155 × „ „	396	15500	4185	1877	223
13.5 „ „	50 × „ „	132	5000	800	540	70
Totaal . .	1066 × 100 deelstr. = 0.777 m.m².	6153	85310	61001	30019	7587
Totalen . .	1.554 m.m².	11594	173310	132510	65748	13888

Op een netvliesoppervl. van 500 m.m². wordt dit na vermenigvuldiging met 500 : 1,554 (= 320) 3.7 millioen kegels; 55 millioen staafjes; 42 millioen buitenste korrels; 20 millioen binnenste korrels; 4.3 millioen gangliencellen.

Het resultaat der onderzoekingen en berekeningen is dus, dat op een netvliesoppervlakte van 500 m.m². zich bevinden: 3.7 millioen kegels, 55 millioen staafjes, 42 millioen buitenste korrels, 20 millioen binnenste korrels en 4.3 millioen gangliencellen. Ik behoef niet te zeggen, dat door de vermenigvuldiging de fouten der tellingen belangrijk zijn versterkt.

HORIZONTALE DOORSNEDEN.

Horizontale doorsneden van 6 à 10 μ dikte laten zich zeer goed gebruiken om de getalverhoudingen der staafjes en kegels na te gaan. Fritsch gebruikte ze dan ook met succes voor de fovea centralis. Het is echter een hachelijke onderneming om ze zóó te maken, dat ze voor onderzoek geschikt zijn; allerlei

kleine hindernissen der techniek dienen overwonnen te worden. Het onderzochte oog had nog het bezwaar, dat de laag der kegels en staafjes slecht geconserveerd bleek. Echter enkele malen waren òf de kegels, òf de staafjes en kegels beide duidelijk op de horizontale coupe te onderscheiden. Een microphotographische opname werd vervaardigd en op de afdruk konden nu met behulp van een rechthoekig stuk glas dat met behulp van lijnen met Oostindische inkt getrokken in vierkantjes van 1 c.M². groot, was verdeeld, de staafjes en kegels worden geteld. Zoo werden in een gebied dat ongeveer 11 m.m. temporaal van de zenuw ligt, bij 770 × lineaire vergrooting geteld in 40 c.m². 34 kegels en 727 staafjes. In 't zelfde gebied werden op een ander plekje bij 585 × lineaire vergrooting geteld op $37^3/_4$ c.m². 52 kegels en 1346 staafjes. En in een gebied ongeveer 1 m.m. nasaal van de zenuw gelegen, werden bij 585 × lineaire vergrooting gevonden 101 kegels en 1334 staafjes. (Zie de photo).

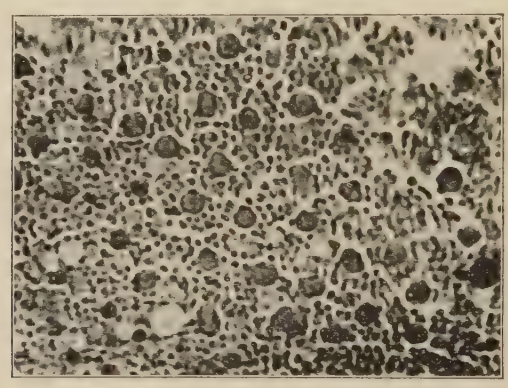


Fig. 2.

Deze getallen toonen aan, dat op een afstand van 5 à 6 m.m. van de fovea het aantal der staafjes 13 maal zoo groot is als dat der kegels en nog 2 m.m. meer peripheer 20 maal zoo groot.

Tenslotte werden nog in een horizontale coupe waarin de staafjes onduidelijk waren, alleen de kegels geteld in een

totaal oppervlak, waarvan met de micrometer de grootte werd bepaald op 0.1 m.m². in een gebied 2 m.m. nasaal van de zenuw gelegen. Er bleken 989 kegels zich in te bevinden. Dit maakt voor de kegels op een totaal oppervlak van 0.13 m.m². een aantal van 1176 kegels. Dit zou op een totaal oppervlak van 500 m.m². ongeveer 4.5 millioen worden. Daar de onderzochte gebieden alle meer in het midden liggen, is dit getal zeker te hoog.

Voor de staafjes krijgen we samen 3407 op een oppervlakte van 0.0285 m.m²., wat op een totale oppervlakte van 500 m.m². ongeveer 60 millioen zou worden. Het op deze manier onderzochte gebied is echter te gering om aan deze getallen een groote mate van betrouwbaarheid toe te kennen.

TELLING VAN HET AANTAL OPTICUSVEZELS.

Ten slotte was ik nog in de gelegenheid over het aantal vezels van den opticus enkele gegevens te verzamelen. Het materiaal hiertoe werd mij met groote welwillendheid ter beschikking gesteld door de Heeren Dr. Ariëns Kappers en Dr. Brouwer, directeur en onderdirecteur van het Centraal Instituut voor hersenonderzoek; hiervoor en voor de hulp, die zij mij bij het onderzoek verleenden, betuig ik hun nogmaals mijn hartelijken dank.

Peripheer van het chiasma werd een stukje van deze hersenzenuw genomen, na behoorlijke voorbehandeling gesneden en gekleurd met de methode van Weigert-Pal. Enkele coupes van 10 μ dikte lieten zich voor het onderzoek zeer goed gebruiken. Men staat bij dit onderzoek allereerst voor de moeilijkheid, precies het totale oppervlak der vezelgebieden te bepalen. Het beeld van een opticus-doorsnede toont bundels van zenuwvezels, die omhuld zijn door septa van bindweefsel. Deze septa van verschillende orden verdeelen het oppervlak der doorsnede op zóó ingewikkelde wijze, dat het totale opper-

vlak van dit laatste zich door berekening in 't geheel niet laat vaststellen. Toch laat het zich vrij goed bepalen en wel op de volgende wijze. Van een teekening, vervaardigd met EDINGER's teekenapparaat bij een vergrooting van 80 maal lineair en waarin het vezelgebied zwart werd gemaakt en de bindweefselsepta wit werden gelaten, werd een cliché op karton gemaakt. Van een teekening der doorsnede, vervaardigd met EDINGER's teekenapparaat bij een vergrooting van 80 maal lineair, werd een cliché op karton gemaakt. In de teekening waren de vezelgebieden zwart geteekend, de witte velden en veldjes stelden dus het bindweefsel voor, dat zich met de methode van WEIGERT-PAL niet kleurt. Het cliché werd nu in zijn geheel gewogen en gemeten. De afmetingen bedroegen 43,7 c.m. lengte en 33,3 c.m. breedte. Het gewicht van het cliché in zijn geheel bedroeg 36,6. gram. De doorsnede van de zenuw werd nu uitgeknipt; haar gewicht bleek 17,4 gram te zijn. Eindelijk werden de zwarte gebieden en gebiedjes zorgvuldig uitgeknipt en samen gewogen. Het totale gewicht bedroeg 11,8 gram. Het is duidelijk, dat het totale oppervlak der zwarte velden zich verhoudt tot het oppervlak van het geheele cliché als het gewicht van die zwarte velden tot het gewicht van het cliché. Stelt dus x het onbekende oppervlak der gezamenlijke vezelgebieden voor, O het oppervlak van het heele cliché, g, het gewicht der vezelgebieden en G het gewicht van het heele cliché, dan hebben we:

$$x : O = g : G.$$

$$\text{dus } x = \frac{g}{G} \times O.$$

Substitueert men hierin de gevonden waarden van g, G en O, dan komt men tot:

$$x = 7.336 \text{ m.m}^2.$$

Zoo groot is dus het gebied, dat men voor de ascylinders mag rekenen.

Ondertusschen was reeds aan de telling der ascylinders in de coupe van 10 μ dikte begonnen. Met de methode van WEIGERT-PAL wordt, zooals bekend is, alleen de myeline scheede gekleurd. In het microscopisch beeld krijgt men dienovereenkomstig te zien een donkere ring met een helder veld er binnen als het een dikke ascylinder betreft — alleen een donker puntje, als het een dunne vezel betreft; het witte eilandje bestaat hier natuurlijk ook wel, doch is niet te zien.

In de coupe werden alle geteld, zoowel de stippen als de ringen. De verbreiding der vezels over de verschillende gebieden maakte den indruk tamelijk homogeen te zijn. Zekerheidshalve werden echter uit verschillende gebieden van de doorsnede stukjes voor telling uitgekozen. In 't geheel werden 100 rechthoekjes afgeteld, die elk 16 deelstr. lang en 5 breed waren — 1 deelstr. is weer = 0.0027 m.m. — dat is een totale oppervlakte van $100 \times 80 \times (\frac{27}{100^4})^2$ m.m^2. = 0.05832 m.m^2. Hierin werd gevonden een totaal bedrag van 4374 vezels. Voor de geheele doorsnede wordt dat:

(7.336 m.m^2. : 0.05832 m.m^2.) $\times$ 4374 = 754.623 vezels.

Men begaat op deze manier in twee richtingen fouten. Eerstens zijn er nog een aantal bindweefsel „lacunen", zóó klein, dat ze zelfs bij een vergrooting van 80 $\times$ lineair niet groot genoeg zijn om nauwkeurig weggeknipt te kunnen worden. En verder is de bezetting met ascylinders vaak zoo dicht, dat we vrij zeker bij de telling een aantal over het hoofd zien.

De eerste fout geeft een te veel voor de ascylinders, de tweede een te kort; zij werken dus in tegengestelden zin. Maar aangezien zij elkaar natuurlijk niet precies opheffen, blijft het noodig, door nauwkeurig te werk te gaan beide fouten tot een minimum te beperken.

VIJFDE HOOFDSTUK.

Conclusies.

Wanneer wij nu trachten de conclusies te formuleeren, waartoe de gedane onderzoekingen aanleiding mogen geven, zij al dadelijk opgemerkt, dat niet het geheele netvlies is doorgeteld. Op regelmatige afstanden werden telkens slechts kleine plekjes genomen. Zoodoende komt dan ook de blinde vlek niet tot uitdrukking in de resultaten. Bij een onderzoek op veel uitgebreider schaal zou zeker haar invloed op de getalverhoudingen in de onmiddellijk aan haar grenzende netvliesdeelen aan den dag treden.

Om nu de resultaten nader te beschouwen, het diagram, waartoe wij allereerst in hoofdzaak onze aandacht bepalen, toont in den loop der lijnen ten klaarste het onvolkomene der verrichte onderzoekingen aan. Vele der scherpe hoeken en deuken, die zij vertoonen zijn ongetwijfeld niet een afspiegeling der werkelijkheid. Dit geldt bovenal voor de lijn der staafjes, welke vooral in de periphere gebieden slecht te tellen waren. De gegevens waren voor de staafjes ontoereikend, zooals ook de cijfers laten zien. Wij vonden toch 55 millioen staafjes. Met de kegels zou dat samen 58 millioen waarnemende elementen worden, terwijl er maar 42 millioen buitenste korrels werden gevonden. Volgens de histologie moet het getal der waarnemende elementen met dat der buitenste korrels overeenstemmen. Er hadden dus ongeveer 25 % staafjes minder moeten

worden geteld. Voor de andere elementen mogen wij echter een kleiner fout-procent vermoeden.

De lijn der kegels heeft in de fovea een steilen top, welke zonder twijfel aan de werkelijkheid beantwoordt, 1,5 m.m. verder is zij reeds sterk gedaald en zakt dan verder naar den rand toe langzaam af. Zoo geleidelijk neemt ook de scherpte van het kleurenzien af; niet echter de gezichtsscherpte. Deze neemt reeds in de onmiddellijke nabijheid der fovea veel bruusker af. Men verlieze hierbij echter niet uit het oog, dat behalve de kegels die de prikkels ontvangen, ook elementen, welke die prikkels verwerken, hebben mede te spreken en dus hun invloed op de nauwkeurigheid der funktie laten gelden.

De lijn der staafjes is zooals wij reeds zeiden, uit ontoereikende gegevens samengesteld. Wij vonden een te hoog getal; het is waarschijnlijk dat in werkelijkheid de lijn naar den rand toe daalt.

De buitenste korrels behooren bij de staafjes en kegels; de loop van hun lijn hangt dus van beide af; in de nabijheid der fovea en in de intermediaire netvliesdeelen vertoont zij een verheffing; naar den rand toe zakt zij af.

Van meer belang voor ons is de lijn der binnenste korrels; deze hebben toch evenals de gangliencellen op de eene of andere wijze den aangevoerden prikkel te verwerken. Hun lijn beantwoordt in het centrale gebied in haar loop aan die der kegels; behalve dat zij twee maal zoo hoog is. In de intermediaire gebieden nadert zij meer die der staafjes, doch is lager. De binnenste korrels moeten de prikkels der ontvangapparaten verwerken. Hoe is echter hunne verhouding tot die apparaten? Tot welke behooren zij, of behooren zij bij beide? Wij laten deze vraag liever rusten tot de nadere beschouwing der cijfers, doch merken al vast op, dat in het centrale gebied, waar zoo weinig staafjes zijn, de lijn der binnenste korrels tweemaal zoo hoog is als die der kegels en dat daaruit

mag worden afgeleid, dat de binnenste korrels met de kegels te maken hebben. — In de intermediaire gebieden zijn betrekkelijk weinig kegels, zeer veel staafjes en een aanmerkelijk getal korrels. Daarom is het, alles bij elkaar genomen, aannemelijk, dat de binnenste korrels zoowel met de staafjes als met de kegels te maken hebben.

De lijn der gangliencellen vertoont een zeer opmerkelijke overeenkomst met die der kegels. De beide lijnen hebben om zoo te zeggen denzelfden loop, behalve, om bekende redenen, in het foveale gedeelte. Behoort dan bij elken kegel een gangliencel en hebben we de bipolairen als de stations voor de staafjes aan te zien? Of vangt de gangliencel, die bij een kegel hoort ook de prikkels op van het rayon van staafjes, welke om dien kegel geschaard staan? Met de histologie van Ramon y Cajal is de onderstelling, dat de gangliencellen ook met de batterijen van staafjes in verbinding staan, meer in overeenstemming.

Het duidelijkst resultaat van de beschouwing der lijnen was de overeenstemming in den loop der lijnen van kegels en gangliencellen. De overige uitkomsten vragen allen een nadere beschouwing der cijfers.

Deze doet ons zien, hoe zeer voor alle elementen, met uitzondering van de staafjes, het centrale deel het meest bevoorrechte is en hoe ze naar den rand toe afdalen.

Vergelijken we de cijfers voor de kegels met die uit de litteratuur [1]), dan blijkt dat ze voor de fovea zelf ongeveer overeenstemmen met de hoogste door Fritsch gevondene. (12000 per m.m^2.) Waarschijnlijk zijn ze dus voor de fovea zelf te hoog, daar we in de optische doorsnede tellende van de

---

[1]) De getallen, die Pütter geeft in zijn Organologie des Auges. (Graefe-Saemisch-Handbuch der gesamten Augenheilkunde) hebben bijna alle betrekking op dieren. Bovendien brengt hij veelal de derde afmeting niet in rekening. (vgl. aldaar bl. 132 en vervolgens.)

theoretische veronderstelling uitgaan, dat de elementen op ééne lijn zijn geschaard. Dat is in werkelijkheid niet zoo en daarom zal vooral bij een zoo groote opeenhooping als in de fovea het cijfer te hoog uitvallen. KOSTER, die ook in rijen telde, vond in de fovea 50 kegels over 220 μ; ik vond 74 over 270 μ; vlak buiten de fovea telde hij 43 kegels op 242 μ; ons resultaat was 50 kegels op 270 μ. Deze cijfers loopen zooals men ziet, niet zeer ver uit elkaar. Wat het aantal over het geheele netvlies betreft, komt SALZER tot een bedrag van ongeveer 3.5 millioen kegels op een gemiddeld netvliesoppervlak van ruim 400 m.m^2. Wij vonden 3.9 millioen op 500 m.m^2. Daar SALZER zooals wij zagen niet rekening hield met de quantitatief concentrische verbreiding op een boloppervlak en de dunner bezette periphere deelen dus te weinig in rekening bracht is zijn uitkomst waarschijnlijk te hoog.

Een blik op de tabel der totale aantallen (bl. 44 en 45) doet zien, dat de aantallen kegels in de onderzochte concentrische gebieden opmerkelijk weinig van elkaar verschillen; we mogen ze haast aan elkaar gelijk stellen en dan is dus voor de verdeeling der kegels over het netvlies-oppervlak eene regelmatigheid, een wet, te vinden. De verdeeling is n.l. zóó, dat, wanneer men het (halve) boloppervlak der retina door loodrechte vlakken op onderling gelijke afstanden in gebieden (bolschijven) verdeelt, in elk dier bolschijven ongeveer een gelijk aantal kegels wordt gevonden.

Reeds bij de beschouwing der lijnen wezen we op de groote overeenstemming van het getal der kegels met het getal der gangliencellen. De cijfers bevestigen die geheel, alleen in de fovea vindt men weinig of geen gangliencellen — echter onmiddellijk daarom heen is een hooge wal van gangliencellen. Blijkbaar behooren zij bij de kegels die in massa in de fovea zijn opgehoopt. De totale aantallen (3.7 millioen kegels en 4.3 millioen gangliencellen) kunnen gelijk aan elkaar worden

gesteld. Het verschil ligt binnen den grens onzer fouten. Voor elken kegel is er dus een gangliencel.

Wat de staafjes betreft, de gegevens hieromtrent waren, zooals we reeds enkele malen zeiden, te ontoereikend om tot een betrouwbaar absoluut cijfer te komen. De verhouding tot het aantal kegels, gevonden in de verticale doorsnede (18 maal) wijkt echter niet zoo ver af van die, welke de horizontale doorsnede opleverde (13 à 15 maal).

Het aantal buitenste korrels interesseert ons voornamelijk als maatstaf voor de waarde der getallen van de staafjes en kegels. Er moeten n.l. ongeveer evenveel buitenste korrels zijn als staafjes en kegels samen, zooals we zooeven reeds bespraken.

Wat de binnenste korrels aangaat, uit de beschouwing der lijnen bleek ons reeds, dat in het centrale deel samenhang met de kegels moet worden aangenomen, in de randgebieden bleek daarentegen samenhang met de staafjes te bestaan. We moeten ons derhalve op het standpunt plaatsen, dat de binnenste korrels zoowel met de staafjes als met de kegels samenhangen.

De gangliencellen bespraken wij reeds bij de kegels.

Ik heb getracht de cijfers der afzonderlijke telgroepen nog wat meer te laten spreken, door ze te vereenvoudigen zooals in de hiervolgende tabellen I en II, waarin men telkens verhoudingsgetallen vindt (de werkelijke waarden gaven we reeds op bl. 42 en vervolgens).

TABEL I. Deze geeft aan de verhouding van de aantallen elementen, die in de achtereenvolgende gebieden per vierkante eenheid werden gevonden.

Temporaal.

	Kegels	Staafjes	Buitenste korrels	Binnenste korrels	Ganglien-cellen
Fovea.	21	0	17	30	4
0.54 m.m. temp.	10	2	18	33	13
1.35 ,, ,,	6	10	9	16	8
2.7 ,, ,,	5	20	27	13	4
4. 5 ,, ,,	4	32	30	10	6
5.4 ,, ,,	3	40	34	16	3
6.75 ,, ,,	2	26	29	13	2
8.1 ,, ,,	2	26	34	16	1
9.45 ,, ,,	1	40	34	15	1.5
10.8 ,, ,,	1	40	26	12	1.5
12.15 ,, ,,	1	40	18	10	1
13.5 ,, ,,	1	40	16	5	0.5

Nasaal.

Fovea.	21	0	17	30	4
0.54 m.m. nas.	10	2	14	26	16
1.35 ,, ,,	6	10	10	20	8
2.7 ,, ,,	5	20	26	16	6
4.05 ,, ,,	3	40	30	5	6
5.4 ,, ,,	2.5	40	33	19	3
6.75 ,, ,,	2.5	32	30	15	2.5
8.1 ,, ,,	2	32	30	12	2
9.45 ,, ,,	2	40	25	10	2
10.8 ,, ,,	1.5	40	15	6	1.5
12.15 ,, ,,	1	40	11	5	0.5
13.5 ,, ,,	1	40	6	4	0.5

TABEL II. Deze geeft aan de verhouding van de totale aantallen elementen, die in de achter eenvolgende gebieden werden gevonden.

Temporaal.

	Kegels	Staafjes	Buitenste korrels	Binnenste korrels	Ganglien-cellen
Fovea.[1])	2	0	2	3	0.4
0.54 m.m. temp.	2	0.3	4	6	2-5
1.35 ,, ,,	2	3	3	4	2
2.7 ,, ,,	2	12	16	8	2
4.05 ,, ,,	2.5	28	27	8	5
5.4 ,, ,,	3	40	32	16	3
6.75 ,, ,,	3	30	34	16	2
8.1 ,, ,,	2	36	40	22	2
9.45 ,, ,,	1.5	60	48	22	1.5
10.8 ,, ,,	1.5	60	36	18	1.5
12.15 ,, ,,	1.5	60	28	16	1.5
13.5 ,, ,,	1.5	60	12	6	1

Nasaal.

Fovea.	2	0	2	3	0.4
1.54 m.m. nas.	2	0.3	3	5	3
1.35 ,, ,,	2	3	3	6	2
2.7 ,, ,,	3	12	12	10	3
4.05 ,, ,,	3	35	28	10	5
5.4 ,, ,,	2	36	32	19	3.5
6.75 ,, ,,	3	21	37	18	3
8.1 ,, ,,	2	23	43	17	3
9.45 ,, ,,	2	60	37	14	3
10.q ,, ,,	2	60	23	10	2
12.15 ,, ,,	1.5	60	16	7	1
13.5 ,, ,,	1.5	60	10	6	1

[1]) Bij vergelijking met blz. 44 zal de lezer opmerken, dat op die pagina voor de fovea niet als coëfficient 10 is in rekening gebracht, zooals ongetwijfeld meer in overeenstemming is met de werkelijke verhoudingen, doch slechts 1. Dat vloeit voort uit onze berekening der achtereenvolgende gebieden met behulp der cosinusverhoudingen. Voor de fovea zelf moest dan eigenlijk een coëfficient worden aangenomen, die nadert tot 0. In 't algemeen zijn de berekeningen voor de fovea strictiore sensu zeer schematisch.

In tabel II is nog eens duidelijk te zien, hoe er een gelijkmatigheid bestaat in de verspreiding der kegels in concentrische zones.

Eindelijk werd nog een tabel III samengesteld, waarin voor elk gebied uitgegaan werd van een bepaald aantal (30) kegels. Men ziet dat ze naar de peripherie door de staafjes overheerscht worden, doch met de gangliencellen steeds vrijwel gelijken tred houden.

TABEL III. Deze tracht door telkens uit te gaan van een bepaald aantal kegels (30) aan te geven, hoe de onderlinge verhouding der nerveuse elementen zich van het centrum naar de peripherie wijzigt.

Temporaal.

	Kegels	Staafjes	Binnenste korrels	Ganglien-cellen
fovea	30	0	45	6
0.54 m.m. temp.	30	6	100	4
1.35 „ „	30	50	80	40
2.7 „ „	30	120	78	24
4.05 „ „	30	220	75	45
5.4 „ „	30	400	160	3
6.75 „ „	30	390	195	30
8.1 „ „	30	390	240	15
9.45 „ „	30	1200	450	45
10.8 „ „	30	1200	360	45
12.15 „ „	30	1200	300	30
13.5 „ „	30	1200	150	15

Beter dan de beschouwing van de cijfers der afzonderlijke telgroepen, leent zich een beschouwing van grooter groepen, waarbij men de toevalligheden van te kleine groepen elimineert, tot het maken van onderstellingen aangaande den samenhang der nerveuse elementen. Ik heb daarom de verschillende telgroepen tot drie groote groepen vereenigd. I. het centrale

gebied van de fovea tot op een afstand van 2,7 m.m.). II. het intermediaire gebied (van 2.7 m.m. tot en met 8.1 m.m. van de fovea), III. het randgebied. De getallen in de volgende tabellen IV en V zijn dus door eenvoudige optelling uit de vorige verkregen.

TABEL IV. Deze geeft aan de verhouding van de aantallen elementen per vierkante eenheid in de drie groote gebieden, welke wij in het netvlies onderscheiden.

	Kegels	Staafjes	Buitenste korrels	Binnenste korrels	Ganglien-cellen
I (centraal gebied)	42	32	71	103	29
II (intermediair gebied)	11	124	127	55	12
III (peripheer gebied)	4	160	94	42	4.5

TABEL V. Deze geeft aan de verhouding van de aantallen der kegels, staafjes, binnenste korrels en gangliencellen in de drie groote telgroepen, telkens berekend voor een gelijk aantal kegels.

	Kegels	Staafjes	Binnenste korrels	Ganglien-cellen
I (centraal gebied)	120	176	303	110
II (intermediair gebied)	120	1420	670	120
III (peripheer gebied)	120	4800	1260	135

In het gebied I moeten we blijkens de getallen van het diagram voor elken kegel 2 binnenste korrels rekenen. (b.v. een bipolaire × 1 amakrine?). Namen we er drie, dan zouden wij te kort hebben. Wij kunnen nu onderstellen, dat de overblijvende korrels tot de staafjes behooren. Doen we dit, dan blijven er voor de 176 staafjes 63 binnenste korrels over. Dan zijn daar dus 3 staafjes op één binnenste korrel.

In het gebied II geldt dezelfde verhouding, immers hier hebben we dan 1420 staafjes op 430 binnenste korrels.

In het randgebied staan op deze wijze 4800 staafjes op 1020 binnenste korrels, dat is dus 4 à 5 staafjes op één korrel. Misschien is dit werkelijk zoo; waarschijnlijk is echter de telling der staafjes te hoog uitgevallen.

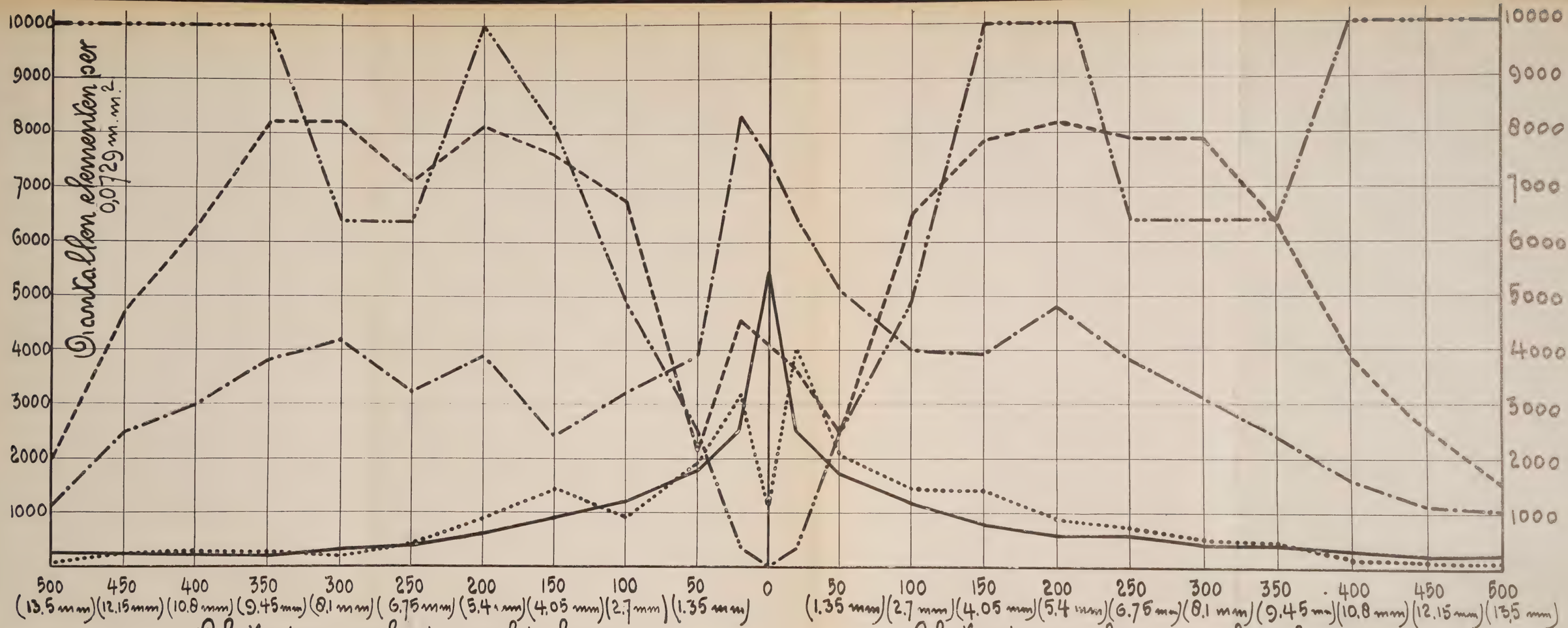
De gangliencellen bespraken wij reeds in verband met de kegels. Wij namen toen aan, dat aan elken kegel een gangliencel beantwoordt. De groote beteekenis van de kegels voor het onderscheiden van richtingen, de zeer groote nauwkeurigheid, welke in het centrum elke kegel in het aangeven van zijn richting bezit, maakt dat eene physiologische beschouwing deze uitkomst in 't geheel niet onwaarschijnlijk maakt.

't Geringe vermogen der staafjes om hun richting te herkennen maakt het waarschijnlijk, dat meerdere op één enkele zenuwcel staan. Op grond van ons onderzoek, dat zich alleen ophield met de quantiteiten der cellen en niet met de vezels welke deze cellen verbinden, zouden wij kunnen aannemen, dat de gangliencellen de zenuwcellen zijn voor de kegels en dat de staafjes zich moeten tevreden stellen met binnenste korrels voor dezelfde functie. Niet met dien verstande, dat alle binnenste korrels voor de staafjes beschikbaar zouden zijn (integendeel tusschen elken kegel en zijn gangliencel schakelden wij zooeven *twee* binnenste korrels in), doch zóó, dat slechts een deel der binnenste korrels voor de staafjes blijft gereserveerd. Deze voorstelling is echter in strijd met de histologie

van Ramon y Cajal, die de staafjes ook met de gangliencellen in verbinding laat staan. Dan moeten wij aannemen, dat elke gangliencel bereikt wordt door een draad, die van één kegel afkomstig is en door de draden van een grooter aantal staafjes en tevens, dat het aantal staafjes, dat op één gangliencel staat, naar den rand toe toeneemt.

Tenslotte nog een enkel woord over het gevonden quantum zenuwvezels, al is het slechts om te zeggen, dat we dit resultaat niet met dat omtrent het netvlies in verband durven brengen. Uit onze voorloopige telling gevolgtrekkingen te maken, komt ons te gewaagd voor. Geruststellend is echter, dat ons cijfer (550 duizend) niet ver afwijkt van dat van Salzer (430 duizend).

Krause berekende hun aantal op 400 duizend maar schat het aantal, dat aan zijn waarneming is ontsnapt, minstens even hoog.



TEMPORAAL.

NASAAL.

Verklaring.

_·_·_ = Staafjes. -·-·- = Binnenste korrels.

- - - - - = Buitenste korrels. ——— Kegels.

····· = Ganglioncellen.

STELLINGEN.

I.

Salzer vond, dat er 7 à 8 maal zooveel kegels in het netvlies zijn als zenuwvezels in de gezichtszenuw. Deze verhouding is voor de kegels te gunstig aangenomen.

II.

De kegels zijn over het boloppervlak van het netvlies zóódanig verbreid, dat hun aantal in de achtereenvolgende deelen, waarin dat boloppervlak verdeeld kan worden door vlakken op onderling gelijke afstanden loodrecht op den straal van de fovea aangebracht, telkens vrij wel gelijk is.

III.

Eene zoo algemeen mogelijke bestrijding van de tuberculose onder de kinderen is voor de medici een plicht, die zij tegenover de maatschappij in alle opzichten hebben te verantwoorden.

IV.

Onder de oorzaken voor tuberculose spelen de uitwendige omstandigheden een veel belangrijker rol dan de erfelijke aanleg.

V.

Opzettelijke studie van de zielkunde is voor den aanstaanden medicus zeer aan te bevelen.

VI.

Automatie bestaat voor alle hartspiercellen.

VII.

Het verdient aanbeveling, bij normaal kraambed de vrouw den vierden dag te laten opstaan.

VIII.

Bij tuberculeuse halslymphklieren komt de Röntgenstralenbehandeling in de eerste plaats in aanmerking.

IX.

De theorie van Boveri over het ontstaan van carcinoom is geen werkhypothese.

X.

Bij verdenking op diphtherie drale men niet met serum-injectie.

XI.

De meening van Bastian, dat bij totale dwarslaesie van het menschelijk ruggemerg ter hoogte van het hals- of bovenste borstgedeelte de diepe reflexen aan de beenen blijvend verdwenen zijn, is onjuist.

XII.

Het streven in plaats van het simplex de chemisch zuivere werkzame bestanddeelen te geven, verdient geen onvoorwaardelijke goedkeuring.